

УДК 576.895.132

**РОД PRATYLENCHOIDES (СЕМ. PRATYLENCHIDAE):
СИСТЕМАТИКА И ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ**

© А. Ю. Рысс

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034
Поступила 08.11.2006

Сделана ревизия рода *Pratylenchoides* с изменением диагноза рода. Дан список валидных видов с синонимами. Сделано разбиение рода на прогностические группы видов по строению глотки и копулятивного аппарата самцов. Даны текстовые и табличный ключи для видов. Проанализирована морфологическая эволюция видов рода, а также эволюция по семействам растений-хозяев, географическим регионам и почвенно-климатическим условиям.

Виды рода *Pratylenchoides*, как и другие фитонематоды сем. *Pratylenchidae*, — временные эндопаразиты корней растений. Они вызывают образование бурых тоннелеобразных изъязвлений в кортикальной ткани кончиков корней двудольных и однодольных растений (Рысс, 1988). Экспериментально показано, что для *P. laticauda* виды растений сем. *Lamiaceae* *Mentha piperita* L. и *Monarda fistulosa* L. являются лучшими хозяевами, поскольку показывают наибольшее увеличение численности внутри корня (Braun, Loof, 1966). Доказано сильное подавление роста *Monarda didyma* L. тем же видом пратиленхойдесов (Hijink, Rossen, 1968). Полевые наблюдения показывают, что очаги *P. laticauda* связаны с участками сильного угнетения роста мяты *Mentha piperita* в Германии (Sprau, 1969, цит. по: Loof, 1991); мои личные неопубликованные наблюдения подтверждают связь распространения *P. ritteri* с участками угнетения роста мяты *Mentha piperita*, роз *Rosa* sp. и пшеницы *Triticum* sp. на юге Франции (мои сборы), а также с участками угнетения роста пшеницы *Triticum* sp. в Израиле и Тунисе (пробы собраны профессором М. Мунсом, М. Моенс, Университет Гента, Бельгия).

Род *Pratylenchoides* был предложен в 1958 г. (Winslow, 1958) и помещен первоначально в подсем. *Pratylenchinae* сем. *Tylenchidae*. В качестве типового вида был обозначен *P. crenicauda* Winslow, 1958, очень сходный, по мнению Винслоу, с *Anguillulina obtusa* (Bastian, 1865) в описании Гуди (Goodey, 1932, 1940). Винслоу отличал этот род от *Pratylenchus* по дидельфной гонаде самок и от *Radopholus* — по короткому налеганию желез глотки на кишечник. Позднее Тарьян и Вайшер (Tarjan, Weisher, 1965) свели описанный к тому времени *Zygotylenchus* Siddiqi, 1963 в синоним с *Pratylenchoides*. Соответственно виды, ныне рассматриваемые в составе рода *Zygotylenchus*, были

перенесены в род *Pratylenchoides*. Типовой вид *Zygotylenchus* — *Z. guevarai*, описанный в 1963—1964 гг. под 3 разными названиями (*Pratylenchoides guevarai* Tobar Jimenez, 1963; *Zygotylenchus browni* Siddiqi, 1963; *Mesotylus gallicus* de Guiran, 1963), рассматривался под названием *Pratylenchoides guevarai*, а *Z. toamasinae*, первоначально описанный как *Mesotylus toamasinae* de Guiran, 1963, рассматривался как *Pratylenchoides toamasinae*. Одновременно род *Mesotylus* de Guiran, 1963 (синоним рода *Zygotylenchus*) был сведен в синоним с *Pratylenchoides*. В 1965 г. из Испании был описан *Pratylenchoides gadeai* Arias, Jimenez et Lopez, 1965. Браун и Лооф (Braun, Loof, 1966) провели дифференциальный диагноз *Zygotylenchus* от *Pratylenchoides*, восстановив род *Zygotylenchus*. Одновременно в *Zygotylenchus* были перенесены *Z. guevarai* и *Z. toamasinae* под их нынешними названиями. *P. gadeai* эти авторы перенесли в род *Tylenchorhynchus*. В этой же работе был описан *P. laticauda*. Позднее де Гиран и Сиддики (Guiran, Siddiqi, 1967) уточнили отличия *Pratylenchoides* от *Zygotylenchus*, а в Шер ревизии рода *Pratylenchoides* (Sher, 1970) дополнил отличия рода от близких *Zygotylenchus* и *Radopholus*. Более поздние исследования установили наличие видов, близких одновременно к родам *Pratylenchoides* и *Amplimerlinius* (сем. Belonolaimidae) (Рысс, 1980; Baldwin et al., 1983; Siddiqi, 1986; Luc, 1987), в связи с чем проведен тщательный анализ различий как между этими двумя родами, так и семействами пратиленхид и белонолаймид (Ryss, Sturhan, 1994, 2001). Выявленные отличия включены в предлагаемый ниже новый диагноз рода, отличающийся от диагноза в последней краткой, но превосходной таксономической сводке по роду (Loof, 1991), основанного только на некоторых отличиях *Pratylenchoides* от других родов пратиленхид.

ДИАГНОЗ РОДА. ТИПОВОЙ ВИД. ДРУГИЕ ВИДЫ (СПИСОК С СИНОНИМАМИ)

Род PRATYLENCHOIDES Winslow, 1958 [p. 138].

= *Hoplorthynchus* Andrassy, 1985
[p. 21, типовой вид *H. riparius* Andrassy, 1985].

Диагноз (изменен и дополнен)

Pratylenchidae. Передняя коническая часть стилета (метенхиум) равна или длиннее задней. Строение глотки асимметрично, варьирует от тиленхоидного: лопасть желез отсутствует, кардий находится на заднем конце железистого бульбуса, до гопполоидного: имеется дорсальная лопасть желез глотки, кардий смещен кпереди и находится впереди всех желез пищевода, на уровне выделительной поры. Наиболее распространенное строение железистой части глотки: кардий находится между телами дорсальной и одной из субвентральных желез, железы окружают кишечник вентрально, латерально и дорсально, наибольшая протяженность железистой части глотки наблюдается с дорсальной стороны: дорсальная и одна из субвентральных желез окружают кишечник дорсально и латерально, другая субвентральная железа — вентрально; ядро дорсальной железы находится вблизи от кардия, ядро одной из субвентральных желез — вблизи от ядра дорсальной железы или позади него, ядро другой субвентральной железы смещено назад и находится вблизи от конца дорсальной железистой лопасти. Дейриды имеют-

ся. Половая система дидельфная, с удлинённой скорлуповой железой, число клеток которой больше 12 (обычно 16—20). Длина хвоста в 2—3 раза превышает анальный диаметр. Фазмиды посередине хвоста, терминус обычно округлый, иногда заостренный. Хвост самца в расслабленном состоянии характерно загнут на дорсальную сторону, что отличает этот род от других пратиленхид (у которых хвост самца загнут вентрально). Бурсальные крылья самца каудальные (охватывают хвост, в этом случае хвост конический) или аданальные (не доходят до кончика хвоста, в этом случае хвост широкий цилиндрический с округлым терминусом). Головки спикулы удлинённые, овальные или воронковидные. Губернакулум не высовывается из клоаки, простой и прямой.

Типовой вид

Pratylenchoides crenicauda Winslow, 1958, по первоначальному обозначению.

Pratylenchoides crenicauda Winslow, 1958 [pp. 136—138, fig. 1, 2; Siddiqi, 1974; pp. 1, 2, figs A-1, переописание с выделением лектотипа].

= *Anguillulina obtusa* Goodey, 1932 [pp. 137—139, fig. 73—75].

= *Rotylenchus obtusus* Filipjev, Schuurmans Stekhoven, 1941 [p. 219, fig. 124].

= *Scutellonema sexlineatum* Razzhivin, 1971 [с. 134—135, рис. 2].

Другие виды (список с синонимами)

P. acuticauda Ryss, Sturhan, 2001 [pp. 15—22, figs 1—3, tabl. 1—2].

P. alkani Yüksel, 1977 [pp. 185—187, fig. 1].

P. arenarius Brzeski, 1998 [pp. 195—198, fig. 71].

P. arenicola Ryss, Sturhan, 2001 [pp. 27—31, figs 7, 8, tabl. 4].

P. bacilisemenus Sher, 1970 [pp. 163—165, fig. 5].

P. camacho Gomez Barcina, Castillo, Gonzalez Pais, 1990 [pp. 214—219, figs 1—3; tabl. 1].

P. clavicauda Geraert, Y. E. Choi, D. R. Choi, 1990 [pp. 286—290, figs 7—9].

P. epacris Eroshenko, 1978 [Ерошенко, 1978: с. 38, рис. 5].

P. erzurumensis Yüksel, 1977 [pp. 187—188, fig. 2].

P. heathi Baldwin, Luc, Bell, 1983 [pp. 115—117, figs 2, 5 B, 6 B].

P. hispaniensis Troccoli, Vovlas, Castillo, 1997 [pp. 349—354, figs 1—3, table 1].

P. katalani Katalan-Gateva, Alexiev, 1985 [Каталан-Гатева, Алексиев, 1985: с. 68—70, фиг. 2].

P. laticauda Braun et Loof, 1966 [pp. 241, 242, fig. 1].

P. leiocauda Sher, 1970 [pp. 159—161, fig. 3].

= *P. orientalis* Eroshenko, Kazachenko, 1984 [Ерошенко, Казаченко, 1984: с. 98—101, рис. 2].

P. magnicauda (Thorne, 1935) [pp. 136—137, fig. 4] Baldwin, Luc, Bell, 1983 [pp. 113—115, fig. 1, 5 A, 6 A; Ryss, Sturhan, 1994: 122—128, tabl. 1, fig. 3, переописание по типовому и иным материалам].

= *Anguillulina magnicauda* Thorne, 1935 [pp. 136—137, fig. 4].

= *Tylenchus magnicauda* (Thorne, 1935) Filipjev, 1936.

= *P. ivanovae* Ryss, 1980 [Рысс, 1980: с. 516—519, рис. 1].

P. magnicaudoides Minagawa, 1984 [pp. 17—19, fig. 2].

= *Amplimerlinius magnicaudoides* (Minagawa, 1984) Ryss, 1988 [Рысс, 1988: с. 337].

- P. maqsoodi* Maqbool, Shahina, 1989 [pp. 212—214, fig. 2].
P. maritimus Bor, s'Jacob, 1966 [pp. 463—465, fig. 1, 2].
P. megalobatus Bernard, 1984 [pp. 196, 197, figs 7—12, tabl. 2].
 = *Radopholus megalobatus* (Bernard, 1984) Ryss, 1988 [Рысс, 1988: с. 257—259, рис. 94].
P. nevadensis Talavera, Tobar, 1996 [pp. 46—48, fig. 1].
P. riparius (Andrassy, 1985) Luc, 1986 [p. 198].
 = *Hoplorhynchus riparius* Andrassy, 1985 [pp. 21—23, fig. 7].
P. riteri Sher, 1970 [pp. 161—163, fig. 14].
 = *Radopholus ritteri* Vovlas, Inserra, 1978 [pp. 51, 52, fig. 1, 2].
P. rivalis Ryss, Sturhan, 2001 [pp. 22—27, fig. 4—6, tabl. 3].
P. sheri Robbins, 1985 [pp. 107—110, fig. 1—3, tabl. 1—2].
 = *Amplimerlinius sheri* (Robbins, 1985) Siddiqi, 1986 [p. 211].
P. utahensis Baldwin, Luc, Bell, 1983 [pp. 117—119, fig. 3, 5 C, 6 K].
P. variabilis Sher, 1970 [pp. 157—159, fig. 2].
P. vassilevi Stoianov, Baicheva, 1988 [pp. 73—75, fig. 1—8].

ВИДЫ, ПЕРЕНЕСЕННЫЕ В ДРУГИЕ РОДЫ И СЕМЕЙСТВА

Pratylenchoides guevarai Tobar Jimenez, 1963 = *Zygotylenchus guevarai* (Tobar Jimenez, 1963) Siddiqi, 1963.

Pratylenchoides toamasinae (de Guiran, 1963) Tarjan, Weisher, 1965 = *Zygotylenchus toamasinae* (de Guiran, 1963) Siddiqi, 1963.

Pratylenchoides gadei Arias Delgado, Jimenez Millan, Lopez Pedregal, 1965 = *Tylenchorhynchus gadeai* (Arias Delgado, Jimenez Millan, Lopez Pedregal, 1965) Braun, Loof, 1966 (sp. inquirenda).

СПИСОК ДИАГНОСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

C1. Форма хвоста самца (рис. 1).

1 — расширенный, тупой, бурса аданальная (рис. 1, А); 2 — конический, бурса каудальная (рис. 1, Б).

C2. Положение кардия среди ядер желез в железистой части глотки (рис. 2) (последовательность указана спереди назад: *d* — ядро дорсальной железы (крупное), *s* — ядро субвентральной железы (мелкое), *C* — кардий).

1 — *d, s, s, c* (рис. 2, А); 2 — *d, s, c, s* (рис. 2, Б); 3 — *d, c, s, s* (рис. 2, В); 4 — *c, d, s, s* (рис. 2, Г).

C3. Отношение: длина лопасти желез глотки / диаметр тела на уровне желез (рис. 2, необходимые измерения показаны стрелками у фигуры Б).

1 — менее 0.3; 2 — 0.3—1; 3 — более 1, но не более 2; 4 — более 2.

C4. Гладкая зона на кончике хвоста самки: ее длина, выраженная через толщину колец кутикулы (рис. 3).

1 — отсутствует: кольчатость продолжается до кончика хвоста (рис. 3, А); 2 — кольчатость не доходит на расстояние, равное толщине 2—4 колец кутикулы (рис. 3, Б); 3 — кольчатость не доходит на расстояние, равное толщине более 4 колец кутикулы (рис. 3, В).

C5. Число инцизур бокового поля на хвоста (рис. 4).

1 — 6 (рис. 4, А); 2 — 3 или 4 (рис. 4, Б).

C6. Число инцизур бокового поля в центральной части тела (рис. 5).

1 — 6 (рис. 5, А); 2 — 5 (рис. 5, Б); 3 — 4 (рис. 5, В).

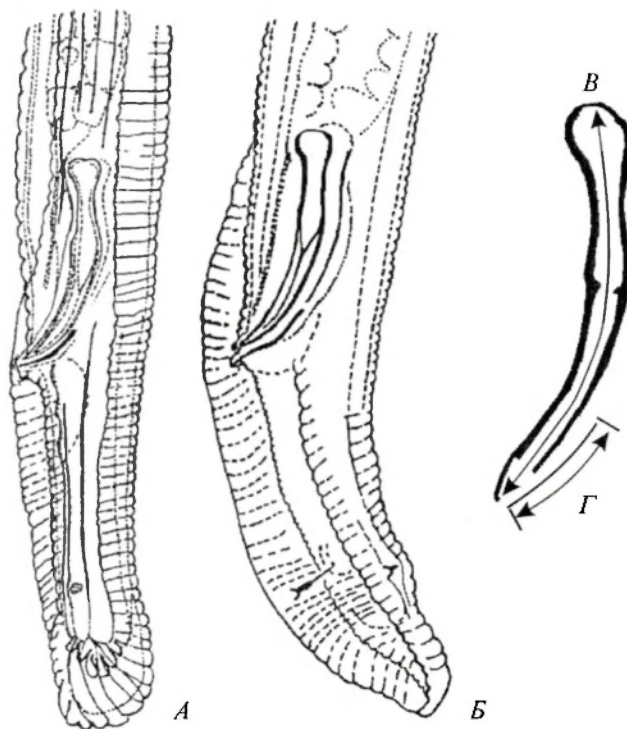


Рис. 1. Признак 1: форма хвоста самца.

A — расширенный, тупой, бурса аданальная; *B* — конический, бурса каудальная; *B* — схема измерения спикул (по дуге); *Г* — схема измерения губернакулума.

Fig. 1. Character 1: shape of male tail.

C7. Число колец кутикулы головной области (рис. 6).

1 — 5 и более (рис. 6, *A*); 2 — 4 или менее (рис. 6, *B*).

C8. Длина стилета у самки (схема измерений на рис. 7, *И—К*).

1 — 25 мкм или более; 2 — менее чем 25 мкм.

C9. Ареоляция бокового поля на хвосте (поперечная исчерченность из-за продолжения кольчатости на боковое поле) (рис. 8).

1 — полностью: ареолированы все валики бокового поля (рис. 8, *A*); 2 — ареолированы только внешние валики (рис. 8, *B*); 3 — боковое поле не ареолировано, гладкое (рис. 8, *B*).

C10. Ареоляция бокового поля в центральной части тела (поперечная исчерченность из-за продолжения кольчатости на боковое поле) (рис. 9).

1 — полностью: ареолированы все валики бокового поля (рис. 9, *A*); 2 — ареолированы только внешние валики (рис. 9, *B*); 3 — боковое поле не ареолировано, гладкое (рис. 9, *B*).

C11. Спермии в сперматеке самки (рис. 10).

1 — округлые (рис. 10, *A*); 2 — палочковидные (рис. 10, *B*); 3 — отсутствуют (рис. 10, *B*).

C12. Форма кончика хвоста самки (рис. 11).

1 — округлый (рис. 11, *A*); 2 — узко конический (рис. 11, *B*).

C13. Индекс c' у самки (отношение длины хвоста к анальному диаметру) (схема измерений на рис. 12, *A—Г*).

1 — 2.7 или менее; 2 — более чем 2.7.

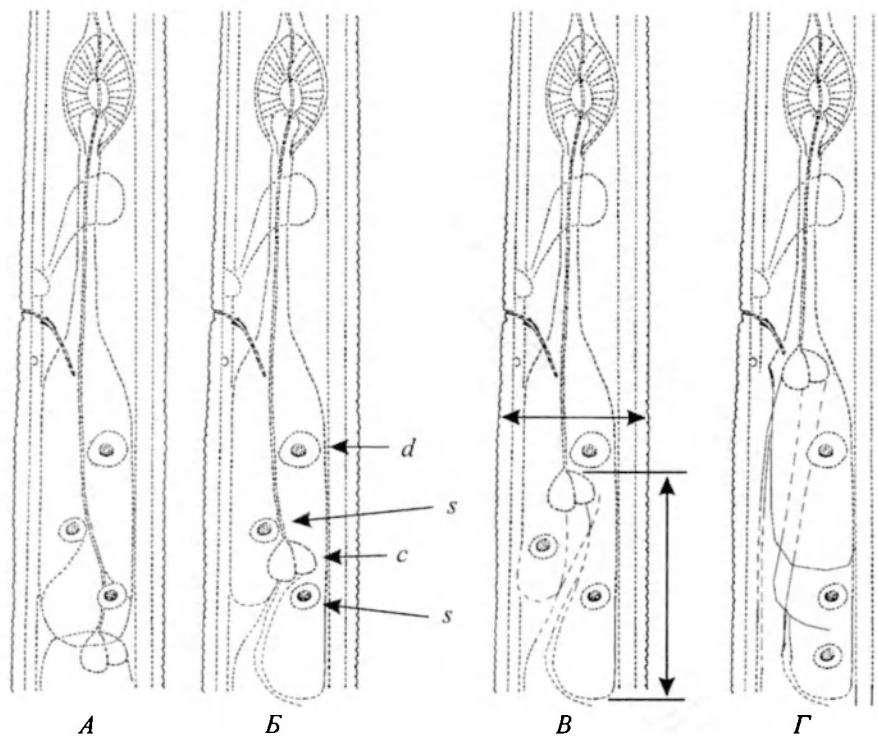


Рис. 2. Признак 2: положение кардия среди ядер желез в железированной части глотки (последовательность указана спереди назад: d — ядро дорсальной железы (крупное), s — ядро субвентральной железы (мелкое), C — кардий, ядра соответствующих желез указаны на фрагменте Б).
 A — d, s, s, C; Б — d, s, C, s; B — d, C, s, s; Г — C, d, s, s. На фрагменте B продольной стрелкой показано измерение длины лопасти желез глотки, поперечной стрелкой — измерение диаметра тела на уровне желез глотки.

Fig. 2. Character 2: position of cardium among the nuclei of the pharyngeal glands (the order indicated from anterior: d — dorsal gland nucleus (large), s — nucleus of subventral gland (small), C — cardium, the names of nuclei indicated in Б).

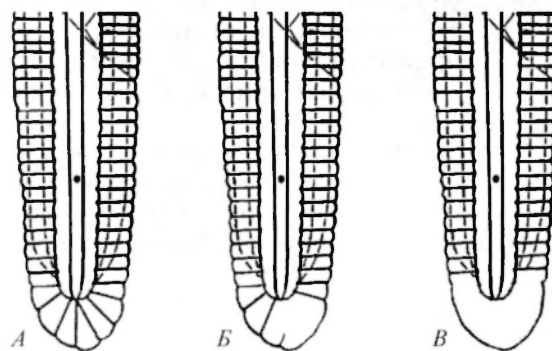


Рис. 3. Признак 4: гладкая зона на кончике хвоста самки: ее длина, выраженная через толщину колец кутикулы.
 A — отсутствует: кольчатость продолжается до кончика хвоста; Б — кольчатость не доходит на расстояние, равное толщине 2—4 колец кутикулы; B — кольчатость не доходит на расстояние, равное толщине более 4 колец кутикулы.

Fig. 3. Character 4: smooth zone on the female tail tip: its length expressed in the tail annuli widths.

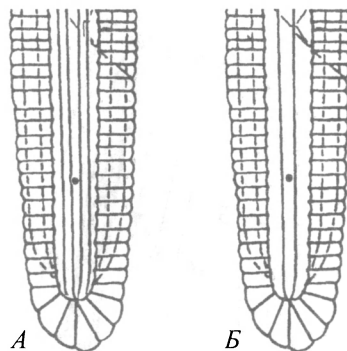


Рис. 4. Признак 5: число инцизур бокового поля на хвосте.
A — 6, *Б* — 3 или 4.

Fig. 4. Character 5: number of lateral field incisures on tail.

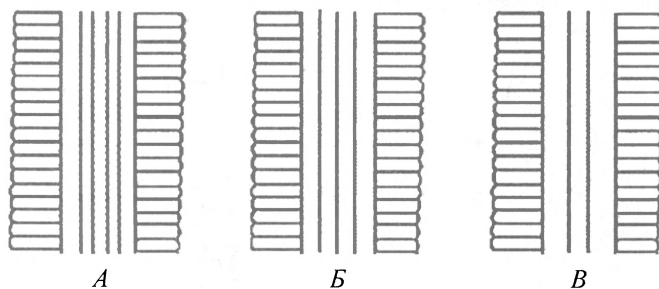


Рис. 5. Признак 6: число инцизур бокового поля в центральной части тела.
A — 6, *Б* — 5, *В* — 4.

Fig. 5. Character 6: number of lateral field incisures at mid-body.

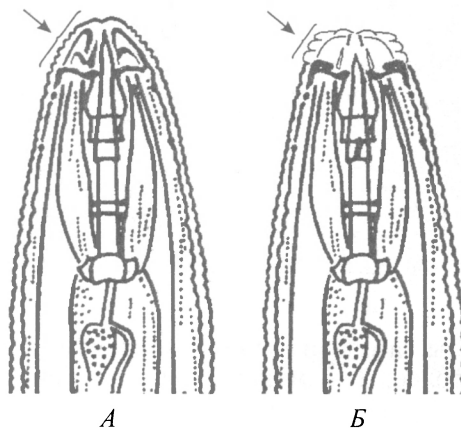


Рис. 6. Признак 7: число колец кутикулы головной области.
A — 5 и более, *Б* — 4 или менее.

Fig. 6. Character 7: number of head annuli.

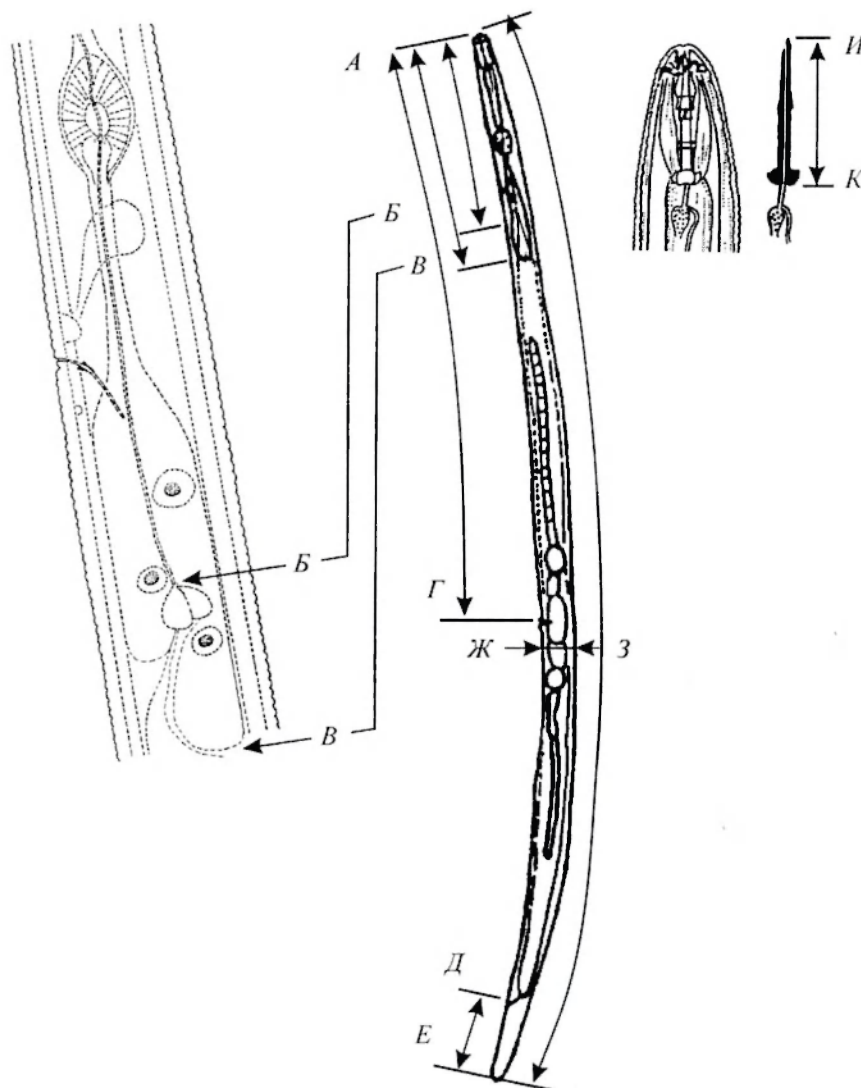


Рис. 7. Основные измерения и отношения, используемые в качестве диагностических признаков в роде *Pratylenchoides*.

Необходимые промеры обозначены стрелками между буквами. *AE* — длина тела (по дуге, показано двухконечной стрелкой справа); *AB* — длина пищевода до кардия; *AB* — длина глотки до конца лопасти глоточных желез (увеличено на фигуре слева для показа разницы двух измерений длины глотки); *AG* — расстояние от переднего конца тела до вульвы; *DE* — длина хвоста; *ЖЗ* — измерение максимального диаметра тела; *ИК* — измерение длины стилета. Индексы: $a = AE/ЖЗ$; $b = AE/AB$; $b' = AE/AB$; $c = AE/DE$; $V = AG/AE$ (%).

Fig. 7. Main measurements and ratios used as diagnostic characters in the genus *Pratylenchoides*.

C14. Длина спикеры самца (по дуге) (схема измерений на рис. 1, B).

1 — 27 мкм или более; 2 — менее 27, но не менее 20 мкм; 3 — менее 20 мкм.

C15. Длина тела самки (схема измерений на рис. 7, A—E).

1 — более 800 мкм; 2 — 800 мкм или менее.

C16. Индекс *a* у самки (схема измерений на рис. 7, A, E, Ж, З).

1 — 34 или менее; 2 — более чем 34.

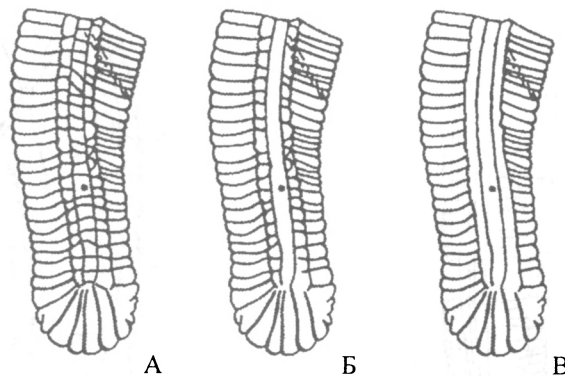


Рис. 8. Признак 9: ареоляция бокового поля на хвосте (поперечная исчерченность из-за продолжения кольчатости на боковое поле).

A — полностью ареолированы все валики бокового поля; *Б* — ареолированы только внешние валики; *В* — боковое поле не ареолировано, гладкое.

Fig. 8. Character 9: areolation of the lateral field on tail (transversal continuation of the body annulation on lateral field).

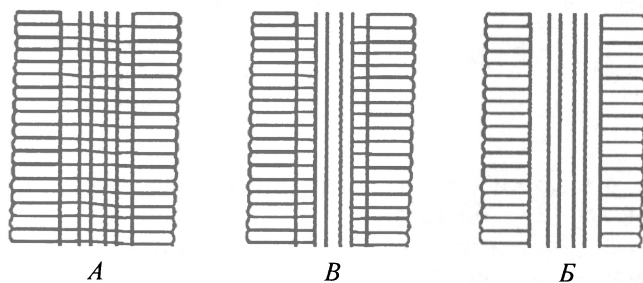


Рис. 9. Признак 10: ареоляция бокового поля в центральной части тела (поперечная исчерченность из-за продолжения кольчатости на боковое поле).

Обозначения те же, что и на рис. 8.

Fig. 9. Character 10: areolation of the lateral field at mid-body (transversal continuation of the body annulation on lateral field).

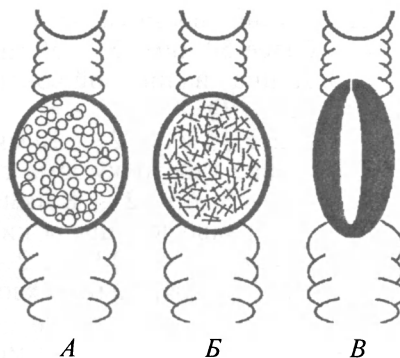


Рис. 10. Признак 11: спермии в сперматеке самки.

A — округлые, *Б* — палочковидные, *В* — отсутствуют.

Fig. 10. Character 11: sperm in female spermatheca.

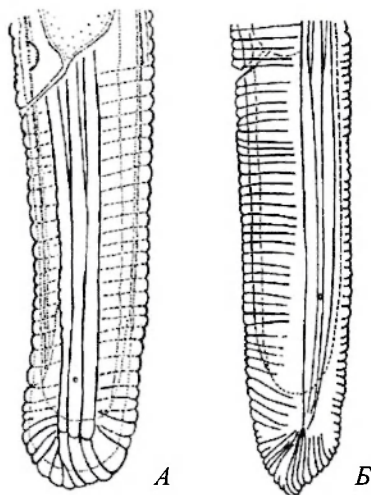


Рис. 11. Признак 12: форма кончика хвоста самки.

A — округлый, *B* — узко конический.

Fig. 11. Character 12: shape of female tail tip.

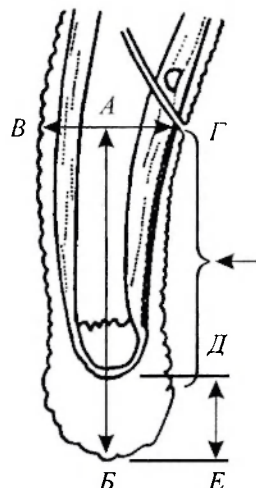


Рис. 12. Количественные диагностические признаки хвоста самок *Pratylenchoides*.

Необходимые измерения отмечены стрелками между точками, обозначенными буквами. *AB* — длина хвоста, *BГ* — анальный диаметр, *DE* — длина гиалиновой зоны хвоста, индекс $c' = AB/BГ$, фигурная скобка с малой стрелкой указывает на число вентральных колец кутикулы на хвоста самки.

Fig. 12. Quantitative diagnostic characters of the female tail in *Pratylenchoides*.

C17. Индекс *b* у самки (схема измерений на рис. 7, *A*, *B*, *E*).

1 — 5 или менее; 2 — более 5.

C18. Индекс *b'* у самки (схема измерений на рис. 7, *A*, *B*, *E*).

1 — 5 или менее; 2 — более 5.

C19. Индекс *c* у самки (схема измерений на рис. 7, *A*, *D*, *E*).

1 — 16 или менее; 2 — более 16.

C20. Индекс *V* у самки (схема измерений на рис. 7, *A*, *Г*, *E*).

1 — 58 % или менее; 2 — более 58 %.

C21. Длина лопасти желез глотки у самки (схема измерений на рис. 2, *B*).

1 — лопасть отсутствует, железы образуют задний железистый бульбус глотки, заканчивающийся кардием; 2 — 30 мкм или менее; 3 — более 30 мкм.

C22. Длина хвоста самки (схема измерений на рис. 12, *A*, *B*).

1 — более 50 мкм; 2 — 50 мкм или менее.

C23. Длина гиалиновой зоны на кончике хвоста самки (схема измерений на рис. 12, *D*, *E*).

1 — более 10 мкм; 2 — 10 мкм или менее.

C24. Длина губернакулюма самца (схема измерений на рис. 1, *Г*).

1 — более 8 мкм; 2 — 8 мкм или менее.

C25. Латеральные каналы кишечника (фасцикули) (рис. 13).

1 — имеются (рис. 13, *A*); 2 — отсутствуют (рис. 13, *B*).

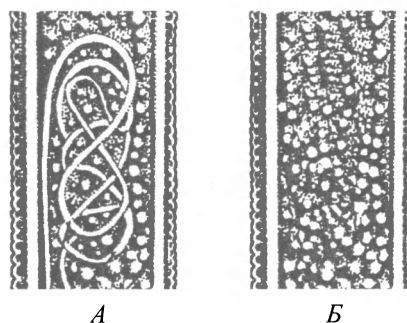
C26. Число вентральных хвостовых колец у самки (схема подсчета на рис. 12).

1 — более 30; 2 — 30 или менее.

Рис. 13. Признак 25: латеральные каналы кишечника (фасцикули).

A — имеются, *B* — отсутствуют.

Fig. 13. Character 25: intestinal fasciculi.



C27. Пояс климатических температурных условий.

1 — тропический; 2 — субтропический; 3 — умеренный; 4 — бореальный или соответствующий лесной альпийский горный пояс; 5 — арктическая (тундра).

C28. Условия увлажнения.

1 — болотистое или грунтовое переувлажнение; 2 — атмосферное избыточное (гумидное) увлажнение; 3 — уравновешенное увлажнение (черноземы, степи); 4 — полуаридное; 5 — аридное.

C29. Географическое распространение.

1 — Австралазия (Австралия, Новая Зеландия, Океания); 2 — Индо-Малайя (Индия, Малайзия, Индонезия и Юго-Восточная Азия); 3 — Африка (включая Мадагаскар); 4 — Южная Америка; 5 — Центральная Америка и территории Карибского бассейна; 6 — Северная Америка; 7 — Западная Европа; 8 — Восточная Европа; 9 — Южная Азия (Китай и Непал); 10 — Западная Азия; 11 — Центральная Азия; 12 — Восточная Азия; 13 — Северная Азия.

C30. Растения-хозяева.

1 — хвойные Coniferopsida; 2 — двудольные Dicotyledones; 3 — однодольные Monocotyledones.

СТАНДАРТ ОПИСАНИЯ ВИДОВ РОДА *PRATYLENCHOIDES*

Схема описания, помещенная ниже, включает наиболее эффективные для идентификации видов признаки, перечисленные в предыдущем разделе. Эти признаки необходимы и достаточны для описания видов рода на современном уровне. Альтернативные состояния качественных признаков (в круглых скобках) разделены наклонными скобками (/). Признаки, основанные на измерениях, необходимо представлять в микронах (мкм).

Признаки, общие для самцов и самок

Положение кардия среди ядер желез в железистой части глотки (последовательность указана спереди назад: *d* — ядро дорсальной железы (крупное), *s* — ядро субвентральной железы (мелкое), *C* — кардий): (*d*, *s*, *s*, *C* / *d*, *s*, *C*, *s* / *d*, *C*, *s*, *s* / *C*, *s*, *s*, *d* или *C*, *d*, *s*, *s*). Число инцизур бокового поля в центральной части тела (6 / 5 / 4). Ареоляция бокового поля в центральной части тела (поперечная исчерченность из-за продолжения кольчатости на боковое поле) (полностью: ареолированы все валики бокового поля / ареолированы только внешние валики / боковое поле не ареолировано, гладкое). Латеральные каналы кишечника (фасцикули) (имеются / отсутствуют).

Самец

Длина тела. Длина стилета. Длина лопасти желез глотки. Длина спикеры самца (по дуге). Длина губернакулюма. Индекс *a*. Индекс *b*. Индекс *b'*. Индекс *c*. Индекс *c'*. Отношение: длина лопасти желез глотки / диаметр тела на уровне желез. Форма хвоста самца (расширенный, тупой, бурса аданальная / конический, бурса каудальная).

Самка

Длина тела. Длина стилета. Длина лопасти желез глотки. Длина хвоста самки. Длина гиалиновой зоны на кончике хвоста самки. Индекс *a*. Индекс *b*. Индекс *b'*. Индекс *c*. Индекс *c'*. Индекс *V*. Отношение: длина лопасти желез глотки / диаметр тела на уровне желез.

Число колец кутикулы головной области (5 и более / 4 или менее). Число инцизур бокового поля на хвосте (6 / 3 или 4). Спермии в сперматее самки (округлые / палочковидные / отсутствуют). Ареоляция бокового поля на хвосте (поперечная исчерченность из-за продолжения кольчатости на боковое поле) (полностью: ареолированы все валики бокового поля / ареолированы только внешние валики / боковое поле не ареолировано, гладкое). Число вентральных хвостовых колец у самки (более 30 / 30 или менее). Форма кончика хвоста самки (округлый / узко конический). Гладкая зона на кончике хвоста самки: ее длина, выраженная через толщину колец кутикулы (отсутствует: кольчатость продолжается до кончика хвоста / кольчатость не доходит на расстояние, равное толщине 2—4 колец кутикулы / кольчатость не доходит на расстояние, равное толщине более 4 колец кутикулы).

Местонахождение

Географическое распространение, биогеографический регион (Австралазия: Австралия, Новая Зеландия, Океания / Индо-Малайя (Индия, Малайзия, Индонезия и Юго-Восточная Азия) / Африка, включая Мадагаскар / Южная Америка / Центральная Америка и территория Карибского бассейна / Северная Америка / Западная Европа / Восточная Европа / Южная Азия (Китай и Непал) / Западная Азия / Центральная Азия / Восточная Азия / Северная Азия). Типовое местонахождение и другие точки находок. Ассоциированный организм (хозяин): голосеменное растение *Coniferopsida* / покрытосеменное двудольное *Dicotyledons* / покрытосеменное однодольное *Monocotyledones* (латинское название и автор). Локализация в ассоциированном организме. Тип почвы и местных условий увлажнения. Тип растительности (экосистемы).

О РАЗБИЕНИИ РОДА НА ГРУППЫ ВИДОВ

Обычно для выделения предположительно естественных (прогностических) групп видов таксономисты и филогенетики опираются на сложные твердые структуры (Remane, 1952). У нематод такими структурами являются детали копулятивного аппарата, предпочтительно копулятивные структуры самцов (Цалолихин, 1983, Ryss et al., 2005b). Однако у видов рода *Pratylen-*

choides спиккулы устроены сравнительно однообразно и в качестве диагностических признаков могут быть использованы только количественные непрерывные: длина спиккулы (по дуге) и длина губернакулюма. Другой важной деталью копулятивного аппарата самцов служат кутикулярные крылья бурсы, которые обнаруживают у пратиленхоедесов неожиданное разнообразие. Бурса может не доходить до кончика хвоста, т. е. быть аданальной. При этом хвост остается утолщенным цилиндрическим, как у самки и личинок различных возрастов. У большинства видов рода бурса самцов доходит до кончика хвоста (каудальная), при этом хвост конический, типично тиленхоидный. Преобразование аданальной бурсы в каудальную — важнейший момент формирования высших корневых паразитических нематод, т. е. надсем. *Hoplolaimoidea*. У более примитивных форм подотряда *Hoplolaimina*: эктопаразитических семейств *Psilenchidae* и *Dolichodoridae* бурса самцов аданальная, имеется церквикальная папилла (дейрид) в передней части бокового поля. У *Pratylenchoides*, а также у близкого примитивного рода *Amplimerlinius* (сем. *Belonolaimidae*) также сохранен дейрид, в отличие от других высших *Hoplolaimoidea*, у которых дейрид редуцирован, а бурса каудальная. Это дает основание рассматривать *Pratylenchoides* (*Pratylenchidae*) и *Amplimerlinius* (*Belonolaimidae*) в качестве наиболее примитивных родов в надсем. *Hoplolaimoidea* (Ryss, 1993; Ryss, Sturhan, 1994). Поэтому выделяя внутри рода *Pratylenchoides* виды с аданальной бурсой в отдельную группу видов, можно предполагать не только диагностическое, но и прогностическое значение этой весьма примитивной группы (табл. 1).

Остальные виды обладают продвинутой каудальной бурсой. Они также могут быть разделены на несколько групп. Критерием деления может служить строение желез пищевода. В пределах надсемейства гопплолаймоидей в целом происходит интенсификация функций желез глотки, в связи с чем увеличиваются диаметр тел желез. Последние не могут далее располагаться на одном уровне (как в примитивном типе) в узком переднем конце тела нематод, но смещаются на разные уровни, ложась в продольный ряд и образуя таким образом железистую лопасть. При формировании лопасти кроме смещения тел желез кзади происходит также смещение сфинктера (кардия) соединения глотки со средним кишечником, кпереди. Кардий служит конструкционным узелком, связывающим задние части тел желез в единый задний железистый бульбус у примитивных форм; образование свободно лежащей в полости тела лопасти желез возможно только при развязке исходной структуры соединения кардия с телами желез. Род *Pratylenchoides* уникален в том отношении, что на нем можно проследить все этапы формирования лопасти желез глотки от наиболее примитивного (кардий на заднем конце глотки, лопасть желез отсутствует, но есть железистый бульбус глотки кпереди от кардия) до наиболее продвинутого среди *Hoplolaimoidea* (кардий смещен максимально кпереди и располагается сразу позади нервного кольца и медиального бульбуса, все железы пищевода лежат последовательно в ряд, образуя железистую лопасть). Этот эволюционный ряд можно использовать для деления видов с каудальной бурсой на группы видов. Последние, очевидно, будут иметь не только диагностическое (ввиду низкой внутривидовой изменчивости), но и прогностическое значение. Эти группы наряду с первой группой (с аданальной бурсой) могут быть использованы для последующего анализа эволюции специфичности к растениям-хозяевам, географического распространения и приуроченности к почвенно-климатическим условиям. Связь эволюции рода с указанными тремя факторами среды паразитических нематод проанализирована ниже. Итак, здесь

Таблица 1

Диагностические признаки видов рода *Pratylenchoides* и специфичность видов к растениям хозяева до уровня семейств растений
 Table 1. Diagnostic characters of species of the genus *Pratylenchoides* and the nematode species host ranges at the level of host plant families

Группа видов	Виды	Признаки															
		C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12	C13	C14	C15	C16
G1. <i>arenicola</i> Хвост самца утолщен	<i>arenicola</i>	1	1	2	1	2	1	1	1	3	3	1	1	(12)	1	1	2
	<i>camachoi</i>	1	2	2	3	2	1	2	2	2	3	1	1	1	(12)	(12)	1
	<i>clavicauda</i>	1	(12)	3	3	2	1	(12)	2	3	3	1	1	(12)	2	(12)	(12)
G2. <i>magnicauda</i> Хвост самца конической или самцы неизвестны, кардий-ядра желез: dssC	<i>epacris</i>	2	1	1	1	1	1	1	1	3	3	1	1	1	?	2	1
	<i>riparius</i>	2	1	1	1	1	1	1	2	3	3	1	1	1	?	1	1
	<i>sheri</i>	2	1	1	1	(12)	1	1	2	2	2	1	1	(12)	1	1	(12)
	<i>magnicaudoides</i>	2	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	2	(12)	1	2
	<i>acuticauda</i>	2	1	1	1	2	1	1	2	2	3	1	2	2	2	(12)	(12)
	<i>rivalis</i>	2	1	1	1	2	1	(12)	2	2	(12)	1	1	(12)	(12)	(12)	(12)
	<i>magnicauda</i>	2	1	1	1	2	(12)	1	1	(13)	(13)	(13)	1	(12)	1	(12)	1
	<i>laticauda</i>	2	1	1	1	2	1	2	2	3	3	1	1	1	(12)	(12)	1
	<i>heathi</i>	2	1	1	1	2	1	(12)	(12)	3	(13)	1	1	(12)	(12)	1	2
	<i>erzurumensis</i>	2	2	2	1	2	1	2	2	2	3	1	1	1	?	2	1
G3. <i>crenicauda</i> Хвост самца конической или самцы неизвестны, кардий-ядра желез: dsCs	<i>crenicauda</i>	2	2	2	1	2	1	2	2	3	3	1	1	1	2	2	1
	<i>katalani</i>	2	2	2	1	2	3	1	1	3	3	1	1	1	?	1	1
	<i>maritimus</i>	2	2	2	1	2	3	2	2	3	3	1	2	1	3	2	1
	<i>nevadensis</i>	2	(12)	3	(12)	2	(13)	2	(12)	2	3	1	1	1	(12)	1	1
	<i>variabilis</i>	2	2	3	1	2	(13)	2	2	2	3	1	1	1	2	2	1
G4. <i>ritteri</i> Хвост самца конический или самцы неизвестны, кардий-ядра желез: dCss	<i>alkani</i>	2	(34)	3	1	2	(13)	(12)	2	3	3	1	1	2	2	1	(12)
	<i>maqsoodi</i>	2	3	3	1	2	1	2	2	3	3	1	1	(12)	2	2	1
	<i>bacilisemenus</i>	2	3	3	1	2	3	2	2	3	3	2	1	2	2	2	1
	<i>arenarius</i>	2	3	4	1	2	3	2	2	2	3	2	1	1	2	2	1
	<i>leiocauda</i>	2	(34)	3	2	2	(13)	2	2	1	(13)	1	1	2	(23)	2	1

	<i>utahensis</i>	2	3	4	(12)	2	1	(12)	2	1	3	1	1	(12)	2	1	2
	<i>vassilevi</i>	2	3	4	1	2	1	2	2	2	2	1	1	1	2	(12)	1
	<i>ritteri</i>	2	3	4	1	2	(13)	2	2	2	3	1	1	1	(12)	(12)	1
G5. <i>megalobatus</i>	<i>hispaniensis</i>	2	4	4	(12)	2	1	(12)	2	2	3	1	1	2	(12)	1	1
Кардий-ядра желез: Cdss	<i>megalobatus</i>	2	4	4	1	2	3	(12)	2	2	2	2	1	2	3	2	1

Таблица 1 (продолжение)

Группа видов	Виды	Признаки														
		C17	C18	C19	C20	C21	C22	C23	C24	C25	C26	C27	C28	C29_1	C_29_2	C30
G1. <i>arenicola</i> Хвост самца утолщен	<i>arenicola</i>	2	?	2	(12)	1	1	1	1	1	2	3	1	7		(23)
	<i>camachoi</i>	(12)	(12)	(12)	(12)	2	(12)	1	2	?	2	3	2	7		2
	<i>clavivauda</i>	(12)	1	(12)	(12)	2	(12)	(12)	(12)	?	2	3	2		2	2
G2. <i>magnicauda</i> Хвост самца конический или самцы неизвестны, кардий-ядра желез: dssC	<i>epacris</i>	2	?	1	2	1	2	?	?	2	2	4	2		2	1
	<i>riparius</i>	1	?	2	1	1	2	?	?	2	1	3	1	8		(23)
	<i>sheri</i>	(12)	(12)	2	(12)	1	1	(12)	1	(12)	2	2	3			2
	<i>magnicaudoides</i>	2	?	2	1	1	(12)	1	1	?	(12)	3	2		2	2
	<i>acuticauda</i>	(12)	?	1	(12)	1	(12)	1	(12)	1	1	3	1	7		2
	<i>rivalis</i>	(12)	?	(12)	(12)	2	(12)	(12)	(12)	1	1	3	1	7		2
	<i>magnicauda</i>	(12)	1	(12)	(12)	1	(12)	(12)	1	(12)	(12)	(34)	(12)	(678)	(12)	(23)
	<i>laticauda</i>	(12)	?	(12)	2	2	2	2	1	1	2	3	2	7		2
	<i>heathi</i>	(12)	?	2	(12)	2	(12)	2	1	(12)	2	2	2	(56)		2
G3. <i>crenicauda</i> Хвост самца конический или самцы неизвестны, кардий-ядра желез: dsCs	<i>erzurumensis</i>	1	?	(12)	2	2	2	(12)	?	2	(12)	2	3		0	2
	<i>crenicauda</i>	1	?	(12)	(12)	2	2	(12)	2	1	(12)	(34)	(23)	(278)	1	(23)
	<i>katalani</i>	2	(12)	1	2	2	2	2	?	?	1	4	2	8		(12)
	<i>maritimus</i>	1	?	1	2	2	2	1	2	1	(12)	3	1	7		(23)
	<i>nevadensis</i>	2	?	(12)	(12)	3	(12)	(12)	(12)	1	2	3	2	7		2
	<i>variabilis</i>	1	?	(12)	(12)	2	2	2	(12)	(12)	2	3	(23)	(56)		(23)

Таблица 1 (продолжение)

Группа видов	Виды	Признаки														
		C17	C18	C19	C20	C21	C22	C23	C24	C25	C26	C27	C28	C29_1	C_29_2	C30
G4. <i>ritteri</i> Хвост самца конический или самцы неизвестны, кардий-ядра желез: dC _{ss}	<i>alkani</i>	1	?	(12)	1	3	2	1	1	2	2	2	(23)		0	2
	<i>maqsoodi</i>	1	1	(12)	(12)	3	2	1	2	?	(12)	4	2	2		3
	<i>bacilisemenus</i>	1	?	(12)	(12)	3	2	1	2	1	2	2	2	(56)		2
	<i>arenarius</i>	2	1	(12)	(12)	3	2	2	2	1	2	3	2	8		3
	<i>leiocauda</i>	(12)	?	2	(12)	3	2	(12)	2	1	2	3	2	7	2	(12)
	<i>utahensis</i>	(12)	?	(12)	(12)	3	2	2	2	2	2	2	2	(56)		2
	<i>vassilevi</i>	1	?	1	2	3	1	2	2	?	2	3	3	8		3
	<i>ritteri</i>	(12)	?	(12)	(12)	3	1	2	(12)	1	2	2	2	(37)		2
G5. <i>megalobatus</i> Кардий-ядра желез: Cd _{ss}	<i>hispaniensis</i>	2	1	(12)	(12)	3	1	1	(12)	1	(12)	2	3	7		2
	<i>megalobatus</i>	(12)	?	1	(12)	3	1	(12)	2	2	1	5	1	6		3

Таблица 1 (продолжение)

Группа видов	Виды	Семейства растений
G1. <i>arenicola</i> Хвост самца утолщен	<i>arenicola</i>	Poaceae; Plumbaginaceae
	<i>camachoi</i>	Lamiaceae
	<i>clavicauda</i>	Lamiaceae
G2. <i>magnicauda</i> Хвост самца конический или самцы неизвестны, кардий-ядра желез: dssC	<i>epacris</i>	Pinaceae
	<i>riparius</i>	«grass plants»
	<i>sheri</i>	Lamiaceae
	<i>magnicaudoides</i>	Rutaceae
	<i>acuticauda</i>	Apiaceae (Umbelliferae); Oleaceae; Rubiaceae; Urticaceae
	<i>rivalis</i>	Asteraceae; Betulaceae; Celastraceae; Lamiaceae; Polygonaceae; Rosaceae; Salicaceae; Urticaceae

	<i>magnicauda</i>	Asteraceae; Betulaceae; Boraginaceae; Cyperaceae; Ericaceae; Parnassiaceae; Pinaceae; Poaceae; Polygonaceae; Rosaceae; Salicaceae; Saxifragaceae
	<i>laticauda</i>	Betulaceae; Laminaceae; Oleaceae; Rosaceae
	<i>heathi</i>	Fagaceae
G3. <i>crenicauda</i>	<i>erzurumensis</i>	Moraceae
Хвост самца конический или самцы неизвестны, кардий-ядра желез: dsCs	<i>crenicauda</i>	Poaceae; Fabaceae; Rosaceae; Vitaceae; Salicaceae
	<i>katalani</i>	Pinaceae; Betulaceae
	<i>maritimus</i>	Juncaceae; Poaceae; Scrophulariaceae
	<i>nevadensis</i>	Fabaceae; Rosaceae
	<i>variabilis</i>	«grass plants»
G4. <i>ritteri</i>	<i>alkani</i>	Fabaceae
Хвост самца конический или самцы неизвестны, кардий-ядра желез: dC _{ss}	<i>maqsoodi</i>	Poaceae
	<i>bacilisemenus</i>	Rosaceae
	<i>leiocauda</i>	Fabaceae; Pinaceae
	<i>utahensis</i>	Asteraceae
	<i>vassilevi</i>	Poaceae
	<i>ritteri</i>	Rosaceae; Poaceae
G5. <i>megalobatus</i>	<i>hispaniensis</i>	Fagaceae
Кардий-ядра желез: Cd _{ss}	<i>megalobatus</i>	Poaceae

род *Pratylenchoides* рассматривается в составе 5 групп видов: первая выделена по примитивному типу бursy (аданальная), последующие (вторая—пятая) группы по критерию расположения кардия по оси тела относительно желез глотки, обозначенные в соответствии с стадиями эволюции глотки от примитивной тиленхоидной (кардий задний) до продвинутой гопполоймоидной (кардий передний).

ТАБЛИЧНЫЙ КЛЮЧ ВИДОВ РОДА *PRATYLENCHOIDES*

На основании изучения состояний признаков видов рода *Pratylenchoides* составлен табличный ключ видов рода, где виды разбиты на вышеупомянутые прогностические и одновременно легко диагностируемые группы (признаки C1 и C2) (табл. 1). Соответственно C1 и C2 помещены в качестве первых столбцов (полей) матрицы признаков, затем в порядке убывания диагностической ценности (по критерию идентификации вида за минимальной число шагов определения) следуют признаки C3—C14. Менее важные признаки для диагностического сегментирования на равновесные поднаборы видов признаки C15—C26 даны в последовательности, соответствующей порядку расположения признаков в стандарте описания вида. Последними следуют неморфологические признаки: C27 — климатические температурные условия, C28 — климатические условия увлажнения, C29 — распространение по крупнейшим регионам мира; C30 — растения-хозяева. Отдельно выделена подтаблица (внизу табл. 1) с перечислением семейств растений хозяев для находок каждого вида пратиленхойдесов. Признак C29 (географическое распространение) ввиду большого числа регионов (13), превышающего цифровые возможности принятой в данной работе десятичной кодировки состояний, разбит на 2 поля (столбца): C29_1 с регионами с 1-го по 9-й и C29_2 с регионами с 10-го по 13-й, названия регионов указаны выше в списке признаков. В том случае, если вид изменчив и обладает более чем одним состоянием признака, свойственные виду состояния заключены в круглые скобки, например (12) в соответствующем поле. Это соответствует правилам десятичной кодировки, данные, оформленные таким образом, легко обрабатывать в различных международных аналитических программных средствах, предназначенных для изучения биоразнообразия, филологии, диагностики.

ДЕНДРОГРАММЫ ВИДОВ

На основании матрицы признаков в табл. 1 (только морфологические признаки C1—C26) в программе PAUP ver. 4.0b10 (Swofford, 2001) произведена генерация дендрограммы общего сходства всех видов рода *Pratylenchoides* по всем признакам (UPGMA, distance, mean character difference, random, признаки ранжированы ordered в соответствии с последовательностью их состояний в списке признаков) (рис. 14). Учитывая, что программа PAUP придает равные веса всем признакам, включая более важные (определяющие прогностические группы видов G1—G5), отдельно для каждой упомянутой выше прогностической группы сгенерированы частные дендрограммы общего сходства по такому же алгоритму, что и большая дендрограмма (рис. 15). 5-я группа видов не изображена на рис. 15, поскольку состоит только из 2 видов (одна вилка бифуркации): *P. megalobatus* и *P. hispaniensis*.

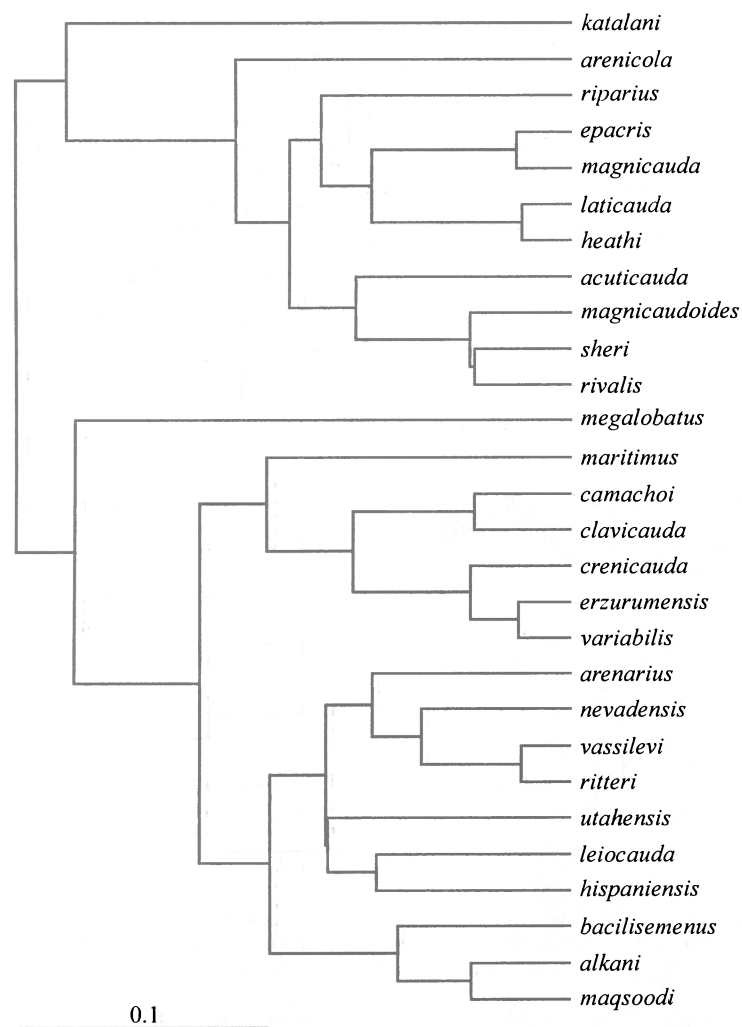


Рис. 14. Дендрограмма сходства всех видов рода *Pratylenchoides* по всем признакам (UPGMA, distance, mean character difference, random, признаки ранжированы в соответствии с последовательностью их состояний в списке признаков).

Fig. 14. Dendrogram of the similarities of all species of the genus *Pratylenchoides*, based on all characters (UPGMA, distance, mean character difference, random, characters are ordered according to sequence of their states in the list of characters).

Текстовые ключи для видов и групп видов, а также видовой состав групп видов представлены ниже.

ГРУППЫ ВИДОВ: ТЕКСТОВЫЕ КЛЮЧИ И ДИАГНОЗЫ ГРУПП

Ключ к группам видов рода *Pratylenchoides* Winslow

1. Хвост самца утолщен, бурсальные крылья не охватывают кончик хвоста группа видов 1. *arenicola*.
- Хвост самца конический, бурсальные крылья охватывают кончик хвоста 2.

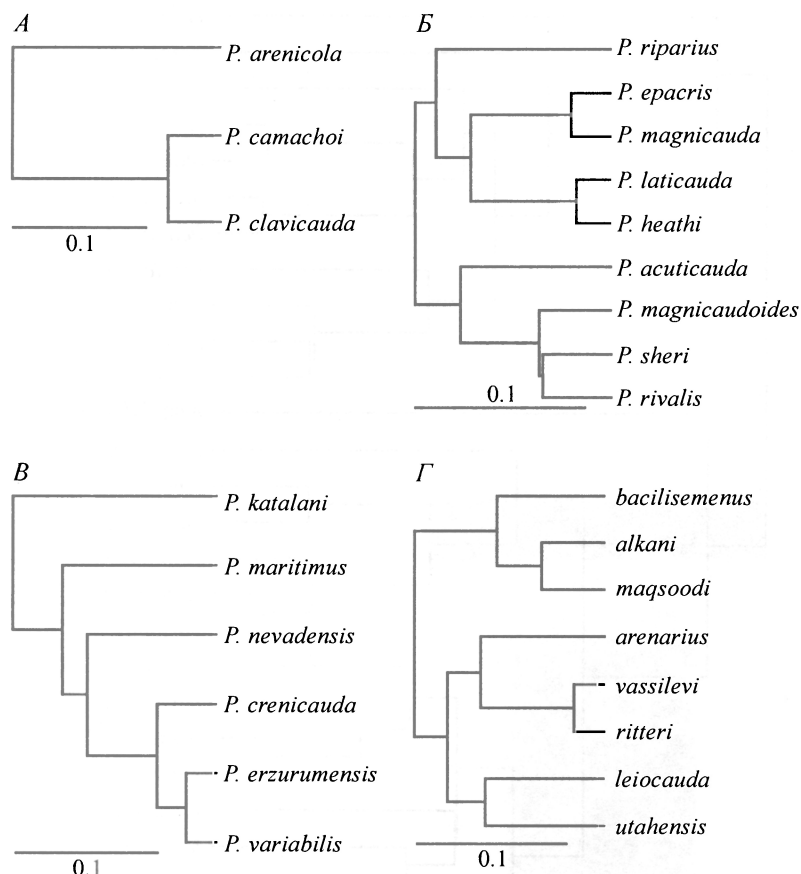


Рис. 15. Дендрограммы сходства видов внутри групп видов рода *Pratylenchoides* (UPGMA, distance, mean character difference, random, признаки ранжированы в соответствии с последовательностью их состояний в списке признаков).

A — группа *arenicola*, *Б* — группа *magnicauda*, *В* — группа *crenicauda*, *Г* — группа *ritteri*. Группа *megalobatus* не изображена, поскольку состоит только из двух видов (одна дихотомическая вилка).

Fig. 15. Dendrograms of the similarities in species groups of the genus *Pratylenchoides* (UPGMA, distance, mean character difference, random, characters are ordered according to sequence of their states in the list of characters).

2. Кардий (сфинктер соединения глотка—средний кишечник) находится на заднем конце глотки, лопасть желез глотки отсутствует группа видов 2. *magnicauda*.
— Кардий смещен кпереди и погружен в железистую заднюю часть глотки, лопасть желез глотки имеется 3.
3. Кардий на уровне между субвентральными железами, одно из двух (маленьких) ядер субвентральных желез пищевода позади кардия, ядро дорсальной железы (крупное) и ядро другой субвентральной железы (маленькое) кпереди от кардия (формула кардий—железы *dsCs*); длина лопасти желез пищевода приблизительно равна половине соответствующего диаметра тела группа видов 3. *crenicauda*.
— Кардий на уровне кпереди от субвентральных желез, оба (маленькие) ядра субвентральных желез пищевода позади кардия, ядро дорсальной железы (крупное) кпереди от кардия (формула кардий—железы *dCs*);

- длина лопасти желез пищевода приблизительно равна 1—2 диаметрам тела на уровне желез групп видов 4. *ritteri*.
- Кардий кпереди от железистого тела глотки, все ядра желез: дорсальной железы (крупное) и оба (маленькие) ядра субвентральных желез пищевода позади кардия (формула кардий—железы *Cdss*); длина лопасти желез пищевода превышает 2 диаметра тела на уровне желез группа видов 5. *megalobatus*.

Состав и ключи для групп видов рода *Pratylenchoides*

Группа видов 1 *arenicola*

Диагноз. Хвост самца утолщен, бурсальные крылья не охватывают кончик хвоста.

Pratylenchoides arenicola, *P. camachoi*, *P. clavicauda*.

1. Кончик хвоста самки кольчатый, стилет более 25 мкм *P. arenicola*.
- Кончик хвоста самки гладкий, стилет менее 25 мкм 2.
2. На хвосте самки боковое поле не ареолировано *P. clavicauda*.
- На хвосте самки наружные валики бокового поля ареолированы. *P. camachoi*.

Группа видов 2 *magnicauda*

Диагноз. Хвост самца конический, бурсальные крылья охватывают кончик хвоста. Кардий (сфинктер соединения глотка—средний кишечник) находится на заднем конце глотки, лопасть желез глотки отсутствует.

P. epacris, *P. riparius*, *P. sheri*, *P. magnicaudoides*, *P. acuticauda*, *P. rivalis*, *P. magnicauda*, *P. laticauda*, *P. heathi*.

1. На хвосте самки 6 инцизур бокового поля 2.
- На хвосте самки 4 инцизуры бокового поля 4.
2. Длина стилета более 25 мкм *P. epacris*.
- Длина стилета менее 25 мкм 3.
3. На хвосте самки наружные валики бокового поля ареолированы *P. sheri*.
- На хвосте самки боковое поле не ареолировано *P. riparius*.
4. Хвост самки узкий, конический *P. acuticauda*.
- Хвост самки округлый 5.
5. Боковое поле самки на хвосте ареолировано 6.
- Боковое поле самки на хвосте не ареолировано 7.
6. На хвосте ареолированы все валики бокового поля, головная область с 4—5 кольцами, $b = 5.6—7.1$ *P. magnicaudoides*.
- На хвосте ареолированы только наружные валики бокового поля, головная область с 4—5 кольцами, $b = 3.5—5.2$ *P. rivalis*.
7. Тело самки очень узкое, индекс a более 34 *P. heathi*.
- Тело самки средней ширины, индекс a менее 34 8.
8. Длина стилета более 25, головная область с 5 и более кольцами кутикулы *P. magnicauda*.
- Длина стилета менее 25, головная область с 4 и менее кольцами кутикулы *P. laticauda*.

Группа видов 3 *crenicauda*

Диагноз. Хвост самца конический, бурсальные крылья охватывают кончик хвоста. Кардий на уровне между субвентральными железами, одно и двух (маленьких) ядер субвентральных желез пищевода позади кардия, ядро дорсальной железы (крупное) и ядро другой субвентральной железы (маленькое) кпереди от кардия (формула кардий—железы *dsCs*); длина лопасти желез пищевода приблизительно равна половине соответствующего диаметра тела.

P. erzurumensis, *P. crenicauda*, *P. katalani*, *P. maritimus*, *P. nevadensis*, *P. variabilis*.

1. Длина лопасти желез глотки более двух диаметров тела на уровне расположения желез 2.
- Длина лопасти желез глотки менее двух диаметров тела на уровне расположения желез 3.
2. Длина тела самки более 750 мкм, индекс *b* более 5 *P. nevadensis*.
— Длина тела самки менее 700 мкм, индекс *b* менее 5 *P. variabilis*.
3. Боковое поле в средней части тела с 6 инцизурами 4.
— Боковое поле в средней части тела с 4 инцизурами 5.
4. Боковое поле на хвосте самки ареолировано *P. erzurumensis*.
— Боковое поле на хвосте самки не ареолировано *P. crenicauda*.
5. Головная область с 6 кольцами кутикулы, длина стилета 30 мкм и более *P. katalani*.
— Головная область с 2 или 3 кольцами кутикулы, длина стилета 18 мкм и менее *P. maritimus*.

Группа видов 4 *ritteri*

Диагноз. Хвост самца конический, бурсальные крылья охватывают кончик хвоста. Кардий на уровне кпереди от субвентральных желез, оба (маленькие) ядра субвентральных желез пищевода позади кардия, ядро дорсальной железы (крупное) кпереди от кардия (формула кардий—железы *dCs*); длина лопасти желез пищевода приблизительно равна 1—2 диаметрам тела на уровне желез.

P. ritteri, *P. arenarius*, *P. alkani*, *P. maqsoodi*, *P. bacilisemenus*, *P. leiocauda*, *P. utahensis*, *P. vassilevi*.

1. Спермии в сперматеке самки палочковидные 2.
— Спермии в сперматеке самки округлые или отсутствуют 3.
2. Наружные валики бокового поля на хвосте самки ареолированы, в губной области обычно 2—3 кольца кутикулы *P. arenarius*.
— Боковое поле на хвосте самки не ареолировано, в губной области обычно 3—4 кольца кутикулы *P. bacilisemenus*.
3. Кончик хвоста самки гладкий, гладкая зона шириной равной толщине 4 и более колец кутикулы *P. leiocauda*.
— Кончик хвоста самки кольчатый 4.
4. Длина лопасти желез глотки более двух диаметров тела на уровне расположения желез 5.
— Длина лопасти желез глотки менее двух диаметров тела на уровне расположения желез 7.
5. Боковое поле на хвосте самки полностью ареолировано, индекс *a* более 34 *P. utahensis*.

- На хвоста самки ареолированы только наружные валики бокового поля, индекс *a* самки менее 34 6.
- 6. В средней части тела наружные валики бокового поля самки ареолированы *P. vassilevi*.
- В средней части тела наружные валики бокового поля самки не ареолированы *P. ritteri*.
- 7. Головная область с 4 или 5 кольцами кутикулы, на вентральной стороне хвоста 27 или менее колец кутикулы, боковое поле в средней части тела обычно с 4 инцизурами *P. alkani*.
- Головная область с 2 или 3 кольцами кутикулы, на вентральной стороне хвоста 28 или более колец кутикулы, боковое поле в средней части тела обычно с 6 инцизурами *P. maqsoodi*.

Группа видов 5 *megalobatus*

Диагноз. Хвост самца конический, бурсальные крылья охватывают кончик хвоста. Кардий кпереди от железистого тела глотки, все ядра желез: дорсальной железы (крупное) и оба (маленькие) ядра субвентральных желез пищевода позади кардия (формула кардий—железы *Cdss*); длина лопасти желез пищевода превышает 2 диаметра тела на уровне желез.

P. hispaniensis, *P. megalobatus*.

- 1. В средней части тела боковое поле с 6 инцизурами, не ареолировано, спермии округлые *P. hispaniensis*.
- В средней части тела боковое поле с 4 инцизурами, наружные валики ареолированы, спермии палочковидные *P. megalobatus*.

ОСОБЕННОСТИ СПЕЦИФИЧНОСТИ К РАСТЕНИЯМ, ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ПРИУРОЧЕННОСТИ К ПОЧВЕННО-КЛИМАТИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ

Для исследования особенностей распространения и отношений с растениями хозяевами применен подход, представляющий собой модификацию парсимониального анализа Брукса, БПА (Brooks, 1990; Brooks, McLennan, 2001; Brooks et al., 2001; Van Veller, Brooks, 2001; McLennan, Brooks, 2002; Ashley et al., 2003; Brooks, McLennan, 2003; Brooks, Van Veller, 2003; Van Veller et al., 2003; Halas et al., 2005). В своих матрицах и дендрограммах Брукс и его последователи опираются на хорошо обоснованные филогенетические схемы таксонов растений и животных. Ветви дендрограмм филогенетического древа исследуемого таксона служат полями для матриц регионов и таксонов хозяев. На основании матриц строятся новые дендрограммы регионов и хозяев, по которым высказывается историческая концепция эволюции рассматриваемых таксонов, с точностью до вида.

В настоящей работе матрицы растений и крупных регионов построены не на филогенетических ветвях нематод, а на группах видов, имеющих большое прогностическое значение (т. е. основанных на мало изменчивых сложных признаках). До построения детальной филогенетической модели видов рода возможно применение парсимонии Брукса только в такой модификации. Точность исторической интерпретации также меняется: нельзя делать выводы по истории расселения и изменения специфичности каждого вида. Однако можно успешно проследить основные тенденции исторического развития для рода в целом и для прогностических групп видов.

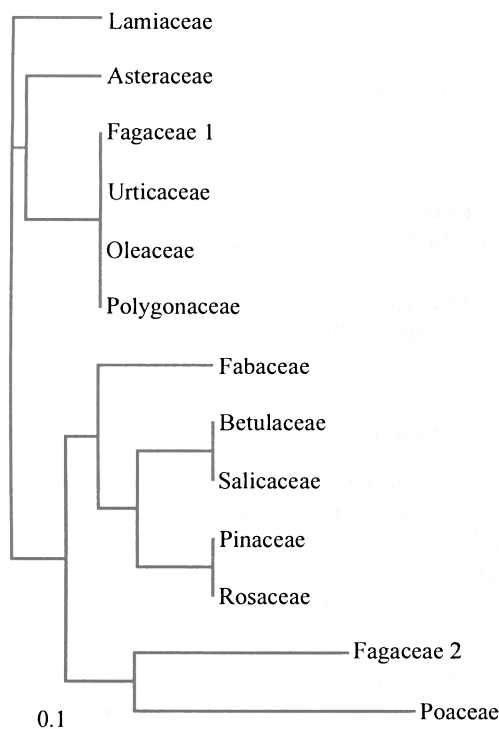


Рис. 16. Дендрограмма распространения *Pratylenchoides* по семействам растений-хозяев (на уровне групп видов) (UPGMA, distance, mean character difference, random, признаки = группы видов ранжированы в соответствии с эволюционным рядом групп видов: 1—2—3—4—5).

Fig. 16. Dendrogram of the *Pratylenchoides* distribution in the host plant families (at the level of species groups) (UPGMA, distance, mean character difference, random, characters are the species groups which are ordered in correspondence with the evolution sequence of the species groups: 1—2—3—4—5).

Pratylenchoides: эволюция специфичности к растениям-хозяевам (рис. 16).

Мигрирующие эндопаразитические нематоды обладают предпочтениями к определенным видам хозяев при сохранении широкой специфичности. Предпочтения могут быть выявлены в опыте, например виды *Monarda* и *Mentha* (Lamiaceae) лучшие хозяева для *P. laticauda* (Braun,

Loof, 1966). Полевые сборы дают группу видов растений, произрастающих на микроплощадке (пятне) сбора. Корни растений переплетены, а хозяева представляют сочетание древесных пород и травянистых растений. Хотя определение лучших хозяев (за счет которых поддерживается существование популяций червей) из группы растений в месте сбора возможно только в экс-

Таблица 2

Распределение групп видов *Pratylenchoides* по семействам растений

Table 2. Distribution of the species groups of the genus *Pratylenchoides* in plant host families (Line/column: plant host family / *Pratylenchoides* species group)

Семейства растений	Группа видов				
	G1	G2	G3	G4	G5
Asteraceae	0	1	0	1	0
Betulaceae	0	1	1	0	0
Fabaceae	0	0	1	1	0
Fagaceae	0	1	0	0	1
Lamiaceae	1	1	0	0	0
Oleaceae	0	1	0	0	0
Pinaceae	0	1	1	1	0
Poaceae	1	1	1	1	1
Polygonaceae	0	1	0	0	0
Rosaceae	0	1	1	1	0
Salicaceae	0	1	1	0	0
Urticaceae	0	1	0	0	0

перименте, в находках нематод присутствует закономерность: в сборах преимущественно повторяются растения ограниченной группы семейств (табл. 2). Это дает возможность построить гипотезу эволюции специфичности рода *Pratylenchoides* к растениям-хозяевам на уровне семейств. Ниже даны списки видов, свойственных тем семействам хозяев, на которых пратиленхидесы встречаются наиболее часто. Звездочками обозначена принадлежность к диагностической группе видов рода: первой группе *arenicola* (*), второй группе *magnicauda* (**), третьей группе *crenicauda* (***), четвертой группе *ritteri* (****) и пятой группе *megalobatus* (*****).

CONIFEROPSIDA

Pinaceae: *P. epacris***, *P. magnicauda***, *P. katalani****, *P. leiocauda*****.

DICOTYLEDONES

Asteraceae: *P. magnicauda***, *P. rivalis***, *P. utahensis*****.

Betulaceae: *P. laticauda***, *P. magnicauda***, *P. rivalis***, *P. katalani****.

Fabaceae: *P. crenicauda****, *P. nevadensis****, *P. leiocauda*****, *P. alkani*****.

Fagaceae: *P. heathi***, *P. hispaniensis******.

Lamiaceae: *P. camachoi**, *P. clavicauda**, *P. laticauda***, *P. rivalis***, *P. she-ri***.

Oleaceae: *P. acuticauda***, *P. laticauda***.

Polygonaceae: *P. magnicauda***, *P. rivalis***.

Rosaceae: *P. laticauda***, *P. magnicauda***, *P. rivalis***, *P. crenicauda***, *P. nevadensis****, *P. bacilisemenus*****, *P. ritteri******.

Salicaceae: *P. magnicauda***, *P. rivalis***, *P. crenicauda****.

Urticaceae: *P. acuticauda***, *P. rivalis***.

MONOCOTYLEDONES

Poaceae: *P. arenicola**, *P. magnicauda***, *P. crenicauda****, *P. maritimus****, *P. arenarius*****, *P. vassilevi*****, *P. megalobatus******.

Cyperaceae: *P. magnicauda***.

Juncaceae: *P. maritimus****.

По этим данным составлена табл. 2 (распределение групп видов *Pratylenchoides* по семействам растений), из матрикса которой произведена генерация дендрограммы сходств (UPGMA, randomly, mean character difference) (рис. 16). Из приведенных выше списков видов нематод видно, что наибольшее количество примитивных групп видов (первой и второй) содержит сем. Lamiaceae. Следовательно, именно Lamiaceae может рассматриваться как исходное семейство для *Pratylenchoides*. Все остальные семейства растений включают монотонные (близкие) группы видов пратиленхидесов, за исключением Fagaceae: это семейство в соответствии с рекомендациями вторичного алгоритма Брукса (sBPA) разбито на две единицы Fagaceae_1 и Fagaceae_2.

Из нее следует, что из прибрежных биотопов с Lamiaceae пратиленхидесы перешли на полынные (Asteraceae) и в биотопы, состоящие из древесных Fagaceae и Oleaceae и травянистых Polygonaceae и Urticaceae. Более

продвинутые группы пратиленхайдесов перешли в сообщества с травянистыми Fabaceae, обитающими совместно с древесными Betulaceae и Salicaceae, а также кустарниковыми Rosaceae. Включение в качества хозяев Pinaceae было эволюционно вторичным и, вероятно, связано с экологическими причинами, а не историческими. Вершиной эволюции специфичности явился переход продвинутых групп в биотопы из древесных Fagaceae и травянистых Poaceae. При этом злаки являются хозяевами для всех групп видов пратиленхайдесов как примитивных, так и продвинутых. Это неудивительно, поскольку Poaceae лучшие хозяева для пратиленхид в целом. Можно полагать, что Poaceae на протяжении эволюции обменивались видами *Pratylenchoides* с разными семействами травянистых и древесных растений, включая исходных хозяев рода Lamiaceae.

Распространение *Pratylenchoides* по крупнейшим регионам мира и гипотеза эволюции, распространения рода (рис. 17 и 18).

На основании данных по находкам видов *Pratylenchoides* (табл. 1) была составлена матрица (табл. 3) и из нее в программе PAUP ver. 4b получена дендрограмма (UPGMA, mean character difference, randomly) (рис. 17). Поскольку наибольшее число видов примитивной группы 1 (*acuticauda*) обнаружено в Западной Европе, именно этот регион использован для укоренения (рутинга) древа. Как следует из дендрограммы сходства фаун регионов, примитивные пратиленхайдесы занимали широкий пояс по южному (в то время — восточному) побережью Лавразии. В настоящее время примитивные виды (группа видов 1 *acuticauda*) распространены только в Западной Европе и Восточной Азии. В эволюции рода затем произошло разделение этого пояса примитивных форм на южный кластер (южнее Гималаев), включающий Индо-Малайский регион, Западную Азию и Северную Африку. Вероятно, эволюция в южном направлении была связана с присоединением

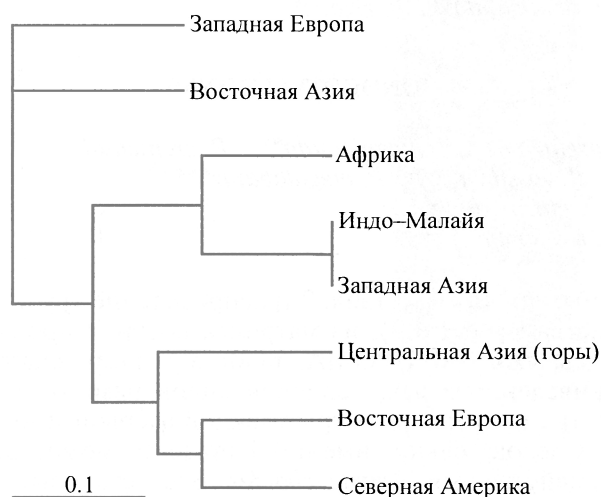


Рис. 17. Дендрограмма распространения *Pratylenchoides* по крупнейшим регионам мира (на уровне групп видов) (UPGMA, distance, mean character difference, random, признаки = группы видов ранжированы в соответствии с эволюционным рядом групп видов: 1—2—3—4—5).

Fig. 17. Dendrogram of the *Pratylenchoides* distribution in the largest regions of the world (at the level of species groups) (UPGMA, distance, mean character difference, random, characters are the species groups which are ordered in correspondence with the evolution sequence of the species groups: 1—2—3—4—5).

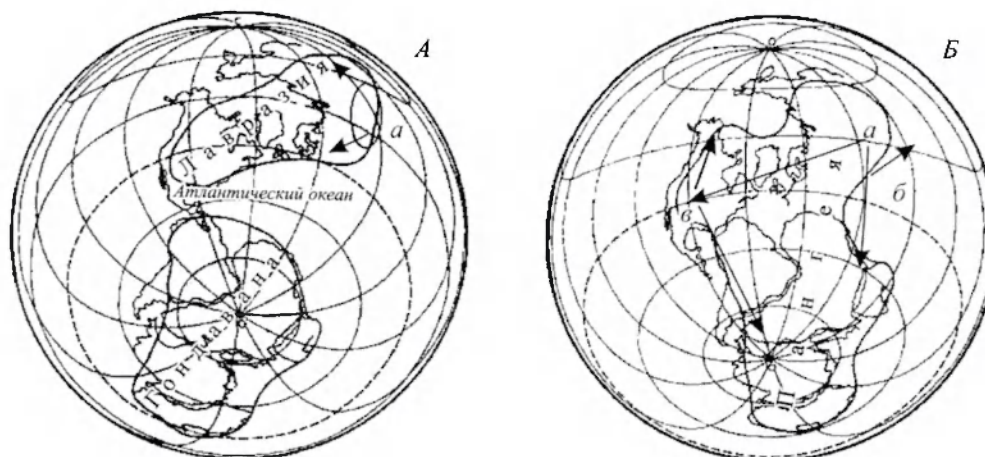


Рис. 18. Историческая биогеография *Pratylenchoides* (реконструкция по фаунистическим данным для групп видов).

А — девон (405—350 млн лет), Лавразия — место происхождения *Pratylenchoides*; Б — карбон (350—285 млн лет). Эллипс на фрагменте А показывает предполагаемую область происхождения рода *Pratylenchoides* на карте Пангеи. Стрелки указывают пути исторической миграции групп видов рода: а — предполагаемое место возникновения рода; б — распространение южного кластера фаун рода, в — распространение северного кластера фаун рода. Глобальные палеогеографические схемы материков по: Ушаков, Ясаманов, 1984.

Fig. 18. Historical biogeography of the genus *Pratylenchoides* (reconstruction on the faunistic data for the species groups).

к Лавразии Индийского и Аравийского полуостровов. В северном направлении выделился другой кластер, состоящий из Северной Америки, Восточной Европы и Центральной Азии (горный альпийский пояс Гималайского хребта). Северо-Американская ветвь дала наиболее продвинутый вид *P. megalobatus* на севере (Аляска) и род *Apratylenchoides*, распространившийся затем по побережью до ближайшего с Южной Америкой побережья Антарктики, где появился вид *Apratylenchoides joenssoni* Ryss, Bostrom, Sohlenius, 2005. Род *Pratylenchoides* один из наиболее примитивных в отряде Tylenchida, лежащий в основании происхождения высших корневых паразитических

Таблица 3

Распределение групп видов *Pratylenchoides* по регионам мира

Table 3. Distribution of the species groups of the genus *Pratylenchoides* in the world regions (Line/column: world geographic region / *Pratylenchoides* species group)

Географический регион	Группа видов				
	G1	G2	G3	G4	G5
Индо-Малайя	0	0	1	1	0
Африка	0	0	0	1	0
Северная Америка	0	1	1	1	1
Западная Европа	1	1	1	1	1
Восточная Европа	0	1	1	1	0
Западная Азия	0	0	1	1	0
Центральная Азия	0	1	1	0	0
Восточная Азия	1	1	0	1	0

нематод — подотряда Hoplolaimina и надсем. Hoplolaimoidea (Ryss, 1993). Временем образования рода можно считать девон, когда Лавразия была еще отделена от Гондваны. В более позднее время после присоединения Индии и Аравийского п-ова к Евразии произошло формирование двух кластеров фаун — северного и южного, обмен видами между которыми был затруднен наличием Гималаев. Американская ветвь на острие северного кластера дала наиболее продвинутые формы — вид *P. megalobatus* на севере континента и близкий род с редуцированной задней половой трубкой у самок *Apratylenchoides* на юге, затем распространившийся до Антарктиды (Ryss et al., 2005a) (рис. 18).

Распространение *Pratylenchoides* по почвенно-климатическим поясам мира и гипотеза эволюции связи распространения рода с почвенно-климатическими условиями.

На основании данных по находкам видов *Pratylenchoides* (табл. 1) была составлена матрица (табл. 4) и из нее в программе PAUP ver. 4b получена дендрограмма (UPGMA, mean character difference, random, признаки-группы видов ранжированы ordered в соответствии с эволюционным рядом групп видов: 1—2—3—4—5; рис. 19). Матрица распространения по типам климата сокращена с изъятием тех типов климата, где пратиленхоеды не обнаружены, оставлены только значащие (содержащие находки видов) записи. Из табл. 4 видно, что по климатическим условиям местообитания рода распадаются на 2 больших кластера с отчетливым преобладанием значения увлажнения по сравнению с фактором нагрева земной поверхности. Исходными биотопами (группы видов 1 и 2) для рода можно считать прибрежные станции с избыточным и болотистым (грунтовым) увлажнением, относящимся к 3 типам климата: бореальному, умеренному и субтропическому. Из этого типа станций шла прогрессивная эволюция на север (в арктические болотистые почвы: *P. megalobatus*), а также в зоны с уравновешенным увлажнением, относящимся к 3 термическим поясам: бореальному, умеренному и субтропическому. Можно утверждать о преобладании фактора увлажнения над фактором нагрева в эволюции рода, что соответствует выводам об эволюции близкого рода *Pratylenchus* (Рысс, 1988; Ryss, 2001a, 2001b).

Таблица 4

Распространение *Pratylenchoides* по почвенно-климатическим поясам мира

Table 4. Distribution of the species groups of the genus *Pratylenchoides* in the soil-climatic areals (belts) of the world (Line/column: soil-climatic areal / *Pratylenchoides* species group)

Климатический пояс	Группа видов				
	G1	G2	G3	G4	G5
Субтропический / Избыточное увлажнение	0	1	0	1	0
Субтропический / Уравновешенное увлажнение	0	0	1	1	1
Умеренный / Болотистое увлажнение	1	1	1	0	0
Умеренный / Избыточное увлажнение	1	1	1	1	0
Умеренный / Уравновешенное увлажнение	0	0	1	1	0
Бореальный / Болотистое увлажнение	0	1	0	0	0
Бореальный / Избыточное увлажнение	0	1	1	1	0
Бореальный / Уравновешенное увлажнение	0	0	1	0	0
Арктический / Болотистое увлажнение	0	0	0	0	1



Рис. 19. Дендрограмма распространения *Pratylenchoides* по почвенно-климатическим поясам мира (на уровне групп видов) (UPGMA, distance, mean character difference, random, признаки = группы видов ранжированы в соответствии с эволюционным рядом групп видов: 1—2—3—4—5).

Fig. 19. Dendrogram of the *Pratylenchoides* distribution in the soil-climatic bands of the world (at the level of species groups) (UPGMA, distance, mean character difference, random, characters are the species groups which are ordered according to the evolution sequence of the species groups: 1—2—3—4—5).

Тенденция к эволюции из влажных биотопов в более аридные свойственна и другим паразитическим организмам, исходно биологически связанным с водной средой, например трематодам (Галактионов, Добровольский, 1998), и объясняется возрастанием значения среды первого порядка паразита (по Догелю, 1962, это организм хозяина) по сравнению со средой второго порядка (окружающей средой, т. е. средой, общей для хозяина и паразита).

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ВЫВОДЫ

1. Дан современный диагноз рода *Pratylenchoides* и список валидных видов с их синонимами. Приведен перечень (классификатор) всех эффективных диагностических признаков видов, использованных ранее и вновь изученных. Дан современный стандарт описания вида, пригодный для таксономических баз данных. Даны табличные и текстовые ключи видов рода для всех видов. *Pratylenchoides* рассматривается в составе 5 групп видов: первая *arenicola* выделена по примитивному типу бursy (аданальная), последующие группы *magnicauda*, *crenicauda*, *ritteri*, *megalobatus* — по критерию расположения кардия по оси тела относительно желез глотки, обозначенные в соответствии со стадиями эволюции глотки от примитивной тиленхоидной (кардий задний) до продвинутой гопполаймоидной (кардий передний). Приведены диагнозы групп и их видовой состав.

2. На основании матрицы признаков произведена генерация дендрограммы общего сходства всех видов рода *Pratylenchoides* по всем признакам (UPGMA, distance, mean character difference, random, признаки ранжированы ordered). Учитывая, что программа PAUP придает равные веса всем при-

знакам, включая более важные (определяющие прогностические группы видов), отдельно для каждой прогностической группы сгенерированы частные дендрограммы общего сходства по такому же алгоритму, что и большая дендрограмма.

3. На основании данных по находкам видов *Pratylenchoides* были составлены матрицы специфичности к растениям, географического распространения и приуроченности к почвенно-климатическим условиям. Из матриц сгенерированы дендрограммы сходства фаун, на основе которых сделаны выводы о предполагаемом происхождении и эволюции рода.

4. Эволюция рода шла от пойменных сообществ с заболоченными почвами и преобладанием двудольных растений: травянистых сем. *Lamiaceae* и древесных *Salicaceae* к лесным плакорным сообществам с уравновешенным увлажнением и преобладанием травянистых *Poaceae* и *Fabaceae* с древесными *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Oleaceae*.

5. Ведущим фактором адаптивной эволюции к почвенно-климатическим условиям был фактор увлажнения, но его значение постепенно снижалось с переходом на более продвинутые группы растений, адаптированных к сообществам с более сухим уравновешенным увлажнением.

6. Группа зародилась на южном побережье Лавразии в кайнозой, затем после присоединения к последней Индостана и Аравийского п-ова и возникновения барьера в виде Гималаев распространилась двумя ветвями — северной в Центральную Азию, Восточную Европу и Северную Америку, и южной — в Индо—Малайю, Западную Азию и север Африки. Остатки древних групп видов сохранились в Западной Европе и Восточной Азии. В Северной Америке род дал начало дочернему роду *Apratylenchoides*, распространившемуся на юг до Антарктиды; другая прогрессивная ветвь распространилась на север Америки до Аляски.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит коллег за предоставление почвенных проб и коллекционных материалов: Д. Штурхана (Институт нематологии и позвоночных животных, Мюнстер, Германия), Э. Л. Кралля (Университет г. Тарту, Эстония), М. Мунса (Университет г. Гента, Бельгия), Т. С. Иванову (бывший Институт зоологии и паразитологии, Душанбе, Таджикистан), а также А. В. Бочкова (Зоологический институт РАН) за обсуждение методологии построения филогенетических диаграмм и предоставление соответствующей литературы.

Работа по теме осуществляется частично при поддержке грантов РФФИ (№ 05-07-90354-в и 06-04-08020-офи), проекта № 11 «Исследование Антарктики. Проведение комплексного изучения антарктической биоты», Федеральной программы «Биоразнообразие».

Список литературы

- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб., Наука: 1998. 452 с.
Догель В. А. Общая паразитология. Л., 1962. 464 с.
Ерошенко А. С. Патогенные нематоды сосновых плантаций юга острова Сахалина // Фитогельминтологические исследования. М., 1978. С. 32—39.

- Ерошенко А. С., Казаченко И. П. Два новых вида паразитических нематод на сое в Приморском крае // Паразиты животных и растений. Владивосток, 1984. С. 98—101.
- Каталан-Гатева Ш., Алексиев А. Фитонематоды от биосферного резервата «Парангалица» // Годишник на Софийския Университет «Климент Охридски». Биологически факултет. Кн. 1. Зоология. 1985. Т. 79. С. 65—71.
- Разживин А. А. Новые виды нематод семейства Hoplolaimidae // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 1. С. 133—136.
- Рысс А. Ю. *Pratylenchoides ivanovae* sp. n. (Nematoda: Pratylenchidae) и ключ для определения видов рода *Pratylenchoides* // Паразитология. 1980. Т. 14. С. 516—520.
- Рысс А. Ю. Корневые паразитические нематоды семейства Pratylenchidae (Tylenchida) мировой фауны. Л., Наука: 1988. 368 с.
- Ушаков С. А., Ясаманов Н. А. Дрейф материков и климаты Земли. М., Мысль: 1984. 206 с.
- Цалолыхин С. Я. Нематоды семейств Tobrilidae и Trypilidae мировой фауны. Л., Наука: 1983. 232 с.
- Andrassy I. A dozen new nematode species from Hungary // Opuscula zoologica Budapest. 1985. Vol. 19—20. P. 3—39.
- Ashley P. G., Dowling A., van Veller M. G. P., Hoberg E. P., Brooks D. R. A priori and a posteriori methods in comparative evolutionary studies of host-parasite associations // Cladistics. 2003. Vol. 19. P. 240—253.
- Bastian H. C. Monograph on the Anguillulidae, or free nematoids, marine, land, and freshwater; with descriptions of 100 new species // Trans. Linn. London. 1865. Vol. 25. P. 73—184.
- Baldwin J. G., Luc M., Bell A. H. Contribution to the study of the genus *Pratylenchoides* Winslow (Nematoda: Tylenchida) // Rev. Nematol. 1983. Vol. 6, N 1. P. 111—125.
- Bernard E. C. Hoplolaimoidea (Nematoda: Tylenchida) from the Aleutian Islands with Descriptions of Four New Species // Journ. Nematol. 1984. Vol. 16 N 2. P. 194—203.
- Bor N. A., s'Jacobi J. *Pratylenchoides maritimus*, a new nematode species from the Boschplaat, Terscheffing // Nematologica. 1966. Vol. 12, N 3. P. 462—466.
- Braun A. L., Loof P. A. A. *Pratylenchoides laticauda* n. sp., a new endoparasitic phytonematode // Netherlands. Journ. Plant Pathol. 1966. Vol. 72. P. 241—245.
- Brooks D. R. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update // Systematic Zoology. 1990. Vol. 39. P. 14—30.
- Brooks D. R., McLennan D. A. A comparison of a discovery-based and an event-based method of historical biogeography // Journ. Biogeogr. 2001. Vol. 28. P. 757—767.
- Brooks D. R., McLennan D. A. Extending phylogenetic studies of evolution: secondary Brooks parsimony analysis, parasites, and the Great Apes // Cladistics. 2003. Vol. 19. P. 104—119.
- Brooks D. R., van Veller M. G. P. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography // Journ. Biogeogr. 2003. Vol. 30. P. 819—825.
- Brooks D. R., van Veller M. G. P., McLennan D. A. How to do BPA, really // Journ. Biogeogr. 2001. Vol. 28. P. 345—358.
- Brzeski M. W. Nematodes of Tylenchina in Poland and temperate Europe. Warszawa, Muzeum i Instytut Zoologii Polska Akademia Nauk. 1998. 397 p.
- Filipjev I. On the classification of the Tylenchinae // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1936. Vol. 3. P. 80—82.
- Filipjev I. N., Schuurmans Stekhoven J. N. A manual of agricultural helminthology. Leiden, Brill. 1941. 878 p.
- Geraert E., Choi Y. E., Choi D. R. New tylenchs (Nematoda) from Korea // Nematologica. 1990. Vol. 36. P. 273—291.
- Gomez Barcina A., Castillo P., Gonzalez Pais M. A. Description of *Pratylenchoides camacho* n. sp. (Tylenchida: Pratylenchidae) from Spain // Journ. Nematol. 1990. Vol. 22, N 2. P. 214—219.
- Goodey T. The genus *Anguillulina* Gerv. and v. Ben. 1859, vel. *Tylenchus* Bastian, 1865 // Journ. Helminthol. 1932. Vol. 10, N 1. P. 75—180.
- Goodey T. On *Anguillulina multicincta* (Cobb) and other species of *Anguillulina* associated with the roots of plants // Journ. Helminthol. 1940. Vol. 18, N 1. P. 21—38.
- Guiran G. de. *Mesotylus*: nouveau genre de Pratylenchinae (Nematoda: Tylenchoidea) // Nematologica, 1963. Vol. 9, N 4. P. 567—575.
- Guiran G. de, Siddiqi M. R. Characters differentiating the genera *Zygotylenchus* Siddiqi, 1963 (Syn. *Mesotylus* de Guiran, 1964) and *Pratylenchoides* Winslow, 1958 (Nematoda: Pratylenchinae) // Nematologica, 1967. Vol. 13, N 2. P. 235—240.

- Halas D., Zamparo D., Brooks D. R. A historical biogeographical protocol for studying biotic diversification by taxon pulses // *Journ. Biogeogr.* 2005. Vol. 32. P. 249–260.
- Hijink M. J., Rossen H. van. Inoculaties met *Pratylenchoides laticauda* Braun, Loof bij Monarda Hybride «Croftway Pink» en *Mentha piperita* L. Wageningen // *Plantenziektenkundige Dienst. Verslagen en mededelingen.* 1968. S. 729–737.
- Loof P. A. A. The family Pratylenchidae Thorne, 1949. In: *Manual of Agricultural Helminthology* / Ed. by W. R. Nickle. New York, USA, Marcel Dekker, Inc.: 1991. P. 363–421.
- Luc M. *Hoplorthynchus* Andrassy, 1985, a junior synonym of *Pratylenchoides* Winslow, 1958 (Nemata: Pratylenchidae) // *Rev. Nematol.* 1986. Vol. 9, N 2. P. 198.
- Luc M. A reappraisal of Tylenchina (Nemata). 7. The family Pratylenchidae Thorne, 1949 // *Rev. Nematol.* 1987. Vol. 10, N 2. P. 203–218.
- Maqbool M. A., Shahina F. Nematodes of northern areas in Pakistan. Description of *Neothada major* n. sp. and *Pratylenchoides maqsoodi* n. sp. (Nematoda: Tylenchina) // *Rev. Nematol.* 1989. Vol. 12, N 2. P. 211–216.
- McLennan D. A., Brooks D. R. Complex histories of speciation and dispersal: an example using some Australian birds // *Journ. Biogeogr.* 2002. Vol. 29. P. 1055–1066.
- Minagawa N. New species of *Hoplitylus* and *Pratylenchoides* (Tylenchida: Pratylenchidae) from Japan // *Jap. Journ. Nematol.* 1984. Vol. 14, N 12. P. 15–19.
- Remane A. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft: 1952. 400 S.
- Robbins R. T. Description of *Pratylenchoides sheri* n. sp. (Nematoda: Pratylenchidae) // *Journ. Nematol.* 1985. Vol. 17, N 2. P. 107–111.
- Ryss A. Phylogeny of the order Tylenchida (Nematoda) // *Rus. Journ. Nematol.* 1993. Vol. 1, N 2. P. 74–96.
- Ryss A. Genus *Pratylenchus* Filipjev: multientry and monoentry keys and diagnostic relationships (Nematoda: Tylenchida: Pratylenchidae) // *Zoosystematica Rossica*, 2001a. Vol. 10, N 2. P. 241–255.
- Ryss A. Phylogeny and evolution of the genus *Pratylenchus* according to morphological data (Nematoda: Tylenchida) // *Zoosystematica Rossica*. 2001b. Vol. 10, N 2. P. 257–273.
- Ryss A., Sturhan D. Studies on *Pratylenchoides ivanovae* Ryss, 1980 and *P. magnicauda* (Thorne, 1935) // *Rus. Journ. Nematol.* 1994. Vol. 2, N 2. P. 121–128.
- Ryss A., Sturhan D. Three new species of the genus *Pratylenchoides* from Germany (Tylenchida: Pratylenchidae) // *Zoosystematica Rossica*. 2001. Vol. 10, N 1. P. 15–31.
- Ryss A., Boström S., Sohlenius B. Tylenchid nematodes found on the nunatak Basen, East Antarctica. *Annales Zoologici, Warszawa*. 2005a. Vol. 55, N 2. P. 45–56.
- Ryss A., Vieira P., Mota M., Kulinich O. A synopsis of the genus *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 (Aphelenchida: Parasitaphelenchidae) with keys to species // *Nematology*. 2005b. Vol. 7, N 3. P. 393–458.
- Sher S. A. Revision of the genus *Pratylenchoides* Winslow, 1958 (Nematoda: Tylenchoidea) // *Proc. Helminthol. Soc. Washington*. 1970. Vol. 37, N 2. P. 154–166.
- Siddiqi M. R. On the classification of the Pratylenchidae (Thorne, 1949) nov. grad. (Nematoda: Tylenchida), with a description of *Zygotylenchus browni* nov. gen. et nov. sp. // *Ztschr. Parasitenk.* 1963. Bd 23, H. 4. S. 390–396.
- Siddiqi M. R. *Pratylenchoides crenicauda*. C. I. H. Descriptions of Plant-parasitic Nematodes. 1974. Set 3, N 38. 2 p.
- Siddiqi M. R. Tylenchida: parasites of plants and insects. Sent Albans, Commonw. Agr. Bur. 1986. 645 p.
- Siddiqi M. R. Tylenchida: parasites of plants and insects. 2nd Edition. 2000. 848 p.
- Sprau F. Aktuelle Pflanzenschutzprobleme im Pfefferminzanbau // *Mitt. Biol. Bundesanst. Land-Forstwirtschaft. Berlin-Dahlem*, 1969. Bd 132. S. 129–131.
- Stoianov D., Baicheva O. *Pratylenchoides vassilevi* sp. n. (Nematoda: Pratylenchidae) from wheat and maize crops in North Eastern Bulgaria // *Doklady Bolgarskoi Akademii Nauk*. 1988. Vol. 41, N 4. P. 73–75.
- Swofford D. L. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4.0b10. Sunderland, MA, USA, Sinauer Associates. 2001. Программный продукт на компакт-диске.
- Talavera M., Tobar A. Description of *Pratylenchoides nevadensis* sp. n. from Southern Spain (Tylenchida: Pratylenchidae) // *Afro-Asian Journ. Nematol.* 1996. Vol. 6, N 1. P. 46–49.
- Tarian A. C., Weischer B. Observations on some Pratylenchinae (Nemata), with additional data on *Pratylenchoides guevarai* Tobar Jimenez, 1963 (syn. *Zygotylenchus browni* Siddi-

- qi, 1963 and *Mesotylus gallicus* de Guiran, 1964) // Nematologica. 1965. Vol. 11, N 3. P. 432—440.
- Thorne G. Nemic parasites and associates of the mountain pine beetle (*Dendroctonus monticolae*) in Utah // Journ. Agricult. Res. 1935. Vol. 51, N 2. P. 131—144.
- Tobar Jimenez A. *Pratylenchoides guevarai* n. sp. nuevo nematode tylenchido, relacionado con el cipres (*Cupressus sempervirens* L.) // Rev. iber. parasitol. 1963. Vol. 23, N 1—2. P. 27—36.
- Troccoli A., Vovlas N., Castillo P. *Pratylenchoides hispaniensis* n. sp. (Nemata: Pratylenchidae) // Journ. Nematol. 1997. Vol. 29, N 3. P. 349—355.
- Van Veller M. G. P., Brooks D. R. When simplicity is not parsimonious: a priori and a posteriori methods in historical biogeography // Journ. Biogeogr. 2001. Vol. 28. P. 1—11.
- Van Veller M. G. P., Brooks D. R., Zandee M. Cladistic and phylogenetic biogeography: the art and the science of discovery // Journ. Biogeogr. 2003. Vol. 30. P. 319—329.
- Vovlas N., Inserra R. N. The systematic position of *Pratylenchoides ritteri* Sher with observations on its embryogenic development // Nematol. mediter. 1978. Vol. 6, N 1. P. 49—56.
- Winslow R. D. The taxonomic position of *Anguillulina obtusa* (Goodey, 1932 and 1940) // Nematologica. 1958. Vol. 3, N 2. P. 136—139.
- Yuksel H. S. *Pratylenchoides alkani* sp. n. and *P. erzurumensis* sp. n. (Nematoda: Tylenchoidea) from soil in Turkey // Proc. Helminthol. Soc. Washington. 1977. Vol. 44, N 2. P. 185—188.

TAXONOMY AND EVOLUTION OF THE GENUS PRATYLENCHOIDES (NEMATODA: PRATYLENCHIDAE)

A. Yu. Ryss

Key words: *Pratylenchoides*, Pratylenchidae, evolution, biogeography, plant parasites, soil-climatic conditions, secondary Brooks' parsimony, sBPA.

SUMMARY

The amended diagnosis of the genus *Pratylenchoides* and list of its valid species with synonyms are given. All the efficient diagnostic characters are listed. Modern taxonomic standard for the description of *Pratylenchoides* species is proposed; it may be used also in taxonomic databases. Tabular and text keys for all species of the genus are given. Five following groups are considered within the genus *Pratylenchoides*. The group *arenicola* differs from other groups in the primitive adanal bursa type; the groups *magnicauda*, *crenicauda*, *ritteri*, and *megalobatus* differ from each other in the position of cardium along the body axis in relation to the pharyngeal gland nuclei, pharynx types are named according to the stages of its evolution from the primitive tylenchoid pharynx (cardium situated posteriorly) to the advanced hoplolaimoid one (cardium situated anteriorly). Diagnoses and species compositions of the groups are given.

Basing on the matrix of species characters, the dendrogram has been generated for all species of *Pratylenchoides* and for all characters (UPGMA, distance, mean character difference, random, characters ordered). Taking in view that the PAUP software gives equal weights to all characters, including the most important ones which define the prognostic species groups, the separate dendrograms for each prognostic species group were generated using the same above mentioned tree parameters.

On the base of the records of *Pratylenchoides* species the matrices of plant host ranges, geographic distribution, and preferred soil-climatic conditions were developed. The dendrograms of the faunal similarities were generated using these matrices, with conclusions on a possible origin and evolution of the genus.

The genus evolved from the flood lands with swampy soils and prevalence of dicotyledons (herbaceous Lamiaceae and woody Salicaceae families) to the forest mainland communities with balanced humidity and predominance of herbaceous Poaceae and Fabaceae with woody Fagaceae, Betulaceae, and Oleaceae.

The leading factor of the evolutionary adaptation to soil-climatic conditions was the factor of humidity, but its significance gradually decreased with the host change to more advanced plant taxa adapted to the communities with more dry balanced humidity.

The genus took its origin on the south shores of Laurasia in the Cainozoe. Later, when Hindistant and Arabian Peninsula joined with Laurasia creating the Himalayas barrier, the *Pratylenchoides* spp. distributed by two branches: the northern one moved into Central Asia, East Europe and North America, and the south branch came into Indo-Malaya, West Asia and the north of Africa. The remnants of the ancient species groups remain in West Europe and East Asia. In the North America the genus gave an origin to its sister genus *Apratylenchoides*, which spread to the south up to Antarctica; another advanced branch spread in the North America reaching Alaska.